

P. et M.-J. DEMALSY-FELLER

LES PLANTES À GRAINES

STRUCTURE • BIOLOGIE • DÉVELOPPEMENT



ARMAND COLIN

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

LES PLANTES À GRAINES

STRUCTURE • BIOLOGIE • DÉVELOPPEMENT

Paul DEMALSY et Marie-José FELLER-DEMALSY

Professeurs titulaires

au Département de Biologie et des Sciences de la santé
Université du Québec à Rimouski

Les plantes à graines

Maquette de couverture : Sylvie Nadeau

Tous droits réservés
© Décarie Éditeur Inc.

Dépôt légal: 2e trimestre 1990
Bibliothèque nationale du Québec
Bibliothèque nationale du Canada

Décarie Éditeur inc.
233 avenue Dunbar
Ville Mont-Royal, Québec
H3P 2H4

ISBN: 2-89137-109-7

Il est illégal de reproduire une partie quelconque de ce livre
sans l'autorisation de la maison d'édition. La reproduction
de cette publication, par n'importe quel procédé, sera
considérée comme une violation du copyright.

IMPRIMÉ AU CANADA 1 2 3 4 5 IG 94 93 92 91 90

table des matières

AVANT-PROPOS 7

1re partie INTRODUCTION 9

CHAPITRE 1 GÉNÉRALITÉS 11

- 1.1 Qu'est-ce qu'un végétal? 11
- 1.2 Les aspects de l'étude scientifique des végétaux 11
- 1.3 Les organes végétatifs et reproducteurs des plantes à graines 13
- 1.4 La cellule végétale: structure générale 14
- 1.5 L'espèce et la classification des végétaux 15
- 1.6 Les grandes subdivisions du règne végétal 16
- Guide d'étude 20

2e partie MORPHOLOGIE EXTERNE 23

CHAPITRE 2 LA RACINE 25

- 2.1 La racine principale et ses ramifications 25
- 2.2 Racines latérales 27
- 2.3 Adaptations écologiques et biologiques des racines 29
- Guide d'étude 31

CHAPITRE 3 LA TIGE 35

- 3.1 Les tiges aériennes 35
- 3.2 Les bourgeons 36
- 3.3 La ramification 38
- 3.4 Adaptations biologiques et écologiques des tiges 40
- Guide d'étude 46

CHAPITRE 4 LA FEUILLE 51

- 4.1 Caractères généraux 51
- 4.2 Polymorphisme foliaire ou hétérophylle 58
- 4.3 Adaptations biologiques et écologiques de la feuille 58
- 4.4 Préfoliaison 62
- 4.5 Phyllotaxie 64
- Guide d'étude 67

CHAPITRE 5 L'INFLORESCENCE 71

- 5.1 Pédoncule floral, pédicelles, bractées et bractéoles 71
- 5.2 Types d'inflorescences 73
- 5.3 Inflorescences simples 73
- 5.4 Inflorescences composées 76
- Guide d'étude 78

CHAPITRE 6 STRUCTURE GÉNÉRALE DE LA FLEUR 81

- 6.1 Constitution générale 81
- 6.2 Schéma théorique de la fleur 82
- 6.3 Types de réceptacles 84
- 6.4 Insertion des pièces florales 85
- 6.5 Répartition des sexes dans les fleurs et sur les individus 86
- 6.6 Variations des verticilles floraux 87
- 6.7 Symétrie florale 87
- 6.8 Nature de la fleur 87
- Guide d'étude 88

CHAPITRE 7 LE PÉRIANTHE 91

- 7.1 Le calice 91
- 7.2 La corolle 93
- Guide d'étude 98

CHAPITRE 8 L'ANDROCÉE 101

- 8.1 Étamine: filet, connectif, anthère; staminode 101
- 8.2 Disposition des étamines 103
- 8.3 Relations des étamines avec les autres verticilles floraux 105
- 8.4 Le pollen mûr 106
- Guide d'étude 108

CHAPITRE 9 LE GYNÉCÉE 111

- 9.1 Le pistil: ovaire, style, stigmate 111
- 9.2 Types de gynécées 112
- 9.3 Placenta et placentation 113
- 9.4 Position relative du gynécée par rapport aux autres pièces florales 114
- Guide d'étude 115

CHAPITRE 10 CONCLUSION 119

- 10.1 Formations analogues 119
- 10.2 Formations homologues 120
- 10.3 Convergences morphologiques 120
- Guide d'étude 122

3e partie LA REPRODUCTION SEXUÉE 123

CHAPITRE 11 LA SEXUALITÉ DES SPERMATOPHYTES 125

- 11.1 De la multiplication cellulaire à la reproduction: mitose et méiose 125
- 11.2 Le cycle évolutif des Spermatophytes 128
- Guide d'étude 130

CHAPITRE 12 LA REPRODUCTION CHEZ LES ANGIOSPERMES 133

- 12.1 L'anthère 133
- 12.2 L'ovule 133
- 12.3 La formation des microspores et du pollen 134
- 12.4 La formation des mégaspores et du sac embryonnaire 137
- 12.5 Les étapes vers la fécondation 140
- 12.6 La fécondation 144
- 12.7 La dégradation de la sexualité 145
- 12.8 Les rythmes de floraison et de fructification 147
- Guide d'étude 148

CHAPITRE 13 GRAINES ET FRUITS 153

- 13.1 La graine 153
- 13.2 Le fruit 159
- 13.3 La dissémination des fruits et des graines 167
- 13.4 La germination des graines 168
- Guide d'étude 171

CHAPITRE 14 LA REPRODUCTION CHEZ LES GYMNOSPERMES 175

- 14.1 Caractères généraux 175
- 14.2 L'appareil reproducteur mâle 176
- 14.3 L'appareil reproducteur femelle 177
- 14.4 L'embryon et la graine 179
- Guide d'étude 181

4e partie HISTOLOGIE 185

CHAPITRE 15 LES CATÉGORIES DE TISSUS VÉGÉTAUX 187

- 15.1 Les catégories de tissus végétaux et leur origine 187
- 15.2 La différenciation des cellules végétales 189
- Guide d'étude 195

CHAPITRE 16 LES MÉRISTÈMES 199

- 16.1 Les méristèmes apicaux 199
- 16.2 Les méristèmes latéraux 200
- Guide d'étude 202

CHAPITRE 17 LES TISSUS FONDAMENTAUX 203

- 17.1 Les parenchymes 203
- 17.2 Le collenchyme 205
- 17.3 Le sclérenchyme 207
- Guide d'étude 209

CHAPITRE 18 LES TISSUS CONDUCTEURS 213

- 18.1 Le xylème ou bois 213
- 18.2 Le phloème ou liber 219
- Guide d'étude 223

CHAPITRE 19 LES TISSUS DE REVÊTEMENT 227

- 19.1 L'épiderme 227
- 19.2 Le revêtement racinaire 232
- 19.3 Le liège 233
- Guide d'étude 234

CHAPITRE 20 L'APPAREIL SÉCRÉTEUR OU EXCRÉTEUR 237

- 20.1 Les cellules sécrétrices 237
- 20.2 Les laticifères 238
- 20.3 Poches sécrétrices et canaux sécréteurs 239
- 20.4 Les tanifères 240
- 20.5 Produits végétaux et économie 241
- Guide d'étude 241

5e partie ANATOMIE 245

CHAPITRE 21 LA RACINE 247

- 21.1 La racine des Dicotylédones 247
- 21.2 La racine des Gymnospermes 252
- 21.3 La racine des Monocotylédones 253
- 21.4 Structures particulières 255
- Guide d'étude 256

CHAPITRE 22 LA TIGE 259

- 22.1 La tige des Dicotylédones et des Gymnospermes 259
- 22.2 La tige des Monocotylédones 265
- 22.3 Structures particulières 267
- 22.4 Collet, hypocotyle, épicotyle 269
- Guide d'étude 270

CHAPITRE 23 LA FEUILLE 273

- 23.1 La feuille des Dicotylédones 273
- 23.2 La feuille des Monocotylédones 277
- 23.3 La feuille des Gymnospermes 278
- 23.4 Adaptations 279
- Guide d'étude 280

6e partie MORPHOGENÈSE 283

CHAPITRE 24 ORGANOGENÈSE ET HISTOGENÈSE 285

- 24.1 La rhizogenèse 285
- 24.2 La caulogenèse 289
- 24.3 La phyllogenèse 295
- Guide d'étude 301

ORIGINE DES FIGURES 305

INDEX DES TERMES BOTANIQUE 307

INDEX DES UNITÉS SYSTÉMATIQUES ET DES GENRES 317

LISTE DES FAMILLES ET DES GENRES CITÉS 325

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 331

Alors que certaines matières scientifiques prennent une part de plus en plus importante dans l'enseignement, la biologie végétale, comme plusieurs autres disciplines, ne se voit plus accorder, dans de nombreux programmes, la place minimale qu'elle devrait occuper en raison de son importance dans notre environnement. Ses notions fondamentales deviennent difficilement accessibles en dehors d'études spécialisées et de nombreux élèves issus du cheminement normal vers les études supérieures accèdent à l'université avec un bagage presque nul en biologie végétale.

Notre expérience d'une vingtaine d'années d'enseignement universitaire repose non seulement sur l'enseignement traditionnel "intra-muros" mais également sur l'encadrement à distance, pendant plusieurs années, d'étudiants inscrits au baccalauréat en biologie dans le cadre d'une opération de décentralisation des cours entreprise par notre université. Ces circonstances et de nombreuses observations personnelles nous ont incités à préparer, pour la biologie végétale, un volume de base abondamment illustré et riche en exemples choisis autant que possible parmi les plantes familières, indigènes ou cultivées, de l'est du Canada et d'Europe ainsi que parmi les plantes tropicales les plus connues. À ces objectifs s'ajoutait l'intention de combler une lacune de la littérature scientifique et certaines carences pédagogiques souvent reprochées à l'enseignement universitaire.

La biologie végétale est une science concrète. Son étude comporte, comme celle de toute autre discipline, l'acquisition et la maîtrise d'un vocabulaire de base qui rebute parfois. Aborder cette matière par des organismes familiers en facilite l'étude, stimule l'intérêt et aiguise le sens de l'observation. Plus que dans d'autres domaines, il est important d'y faire appel au travail personnel. En effet, les cours se déroulent en grande partie lorsque la plupart des Spermatophytes ne présentent pas leurs structures les plus intéressantes pour l'enseignement alors que l'étude de ces végétaux devrait idéalement s'étendre du printemps à l'automne.

La première partie de notre volume situe les Spermatophytes dans le monde vivant et dans le règne végétal. La seconde permet d'acquérir une connaissance des caractères externes des plantes à graines suffisante pour en réaliser l'identification à l'aide des flores. Les quatre autres parties consistent en un exposé des données fondamentales sur les phénomènes de la reproduction, sur les tissus végétaux, sur l'anatomie et sur les aspects mécaniques de la croissance.

Lorsqu'il est fait appel à des notions de biologie générale, un chapitre présente une synthèse des connaissances requises pour la bonne compréhension de la matière.

Dans les domaines controversés, où théories et écoles s'opposent, les principales thèses en présence sont mentionnées ou brièvement esquissées. La discussion de ces problèmes relève soit d'un enseignement plus avancé soit de traités ou d'articles spécialisés, dont certains figurent dans les références bibliographiques ou dans les rubriques "Pour en savoir plus" qui terminent plusieurs chapitres.

La biologie végétale n'est pas une matière isolée, repliée sur elle-même. L'incidence des végétaux sur la vie de tous les jours et dans divers domaines, comme ceux de la santé humaine et de la biotechnologie, est évoquée dans des notules occasionnelles reliées au sujet traité.

Un guide d'étude en trois parties accompagne presque tous les chapitres afin de permettre un contrôle personnel de la qualité de la progression individuelle. Il présente d'abord une liste des mots-clés, ce qui permet la constitution d'un glossaire. Les seconde et troisième facettes de ce guide consistent respectivement en une séquence de questions et une série d'énoncés à discuter et à corriger s'ils sont inexacts. Ces énoncés ne sont pas du type "vrai ou faux" très décrié dans certains milieux; ils constituent au contraire un instrument pédagogique incitant à une réflexion en profondeur sur la matière et à l'étude active avec une dose d'esprit critique.

L'ouvrage comporte également deux index. Le premier réunit les principaux termes scientifiques du volume accompagnés de l'indication du genre, souvent mal connu. Ce renseignement provient des ouvrages de biologie végétale de langue française et des dictionnaires cités dans la bibliographie. Le second index fournit la liste des noms des unités systématiques et des genres mentionnés dans le texte. Il est suivi d'une liste alphabétique des familles et de ces genres.

Rédigé de manière à être le plus autosuffisant possible dans le cadre des objectifs précisés ci-dessus, ce volume s'adresse d'abord aux étudiants inscrits aux programmes du premier cycle universitaire qui comportent l'étude des Spermatophytes mais il pourra être utile à toute personne intéressée par la biologie végétale. Utilisé comme ouvrage de consultation rapide, il rendra également de bons services aux enseignants, aux professionnels et aux spécialistes d'autres disciplines mis en contact avec la biologie végétale à l'occasion, par exemple, de l'approche multidisciplinaire de certains programmes de recherche.

Nous remercions vivement toutes les personnes qui nous ont aidés ou encouragés dans la réalisation de cet ouvrage, en particulier monsieur Marc-André Dionne, recteur de l'Université du Québec à Rimouski.

Paul et Marie-José Demalsy-Feller

1^{re} partie

introduction

CHAPITRE 1 GÉNÉRALITÉS 11

- 1.1 Qu'est-ce-qu'un végétal? 11
 - 1.2 Les aspects de l'étude scientifique des végétaux 11
 - 1.3 Les organes végétatifs et reproducteurs des plantes à graines 13
 - 1.4 La cellule végétale: structure générale 14
 - 1.5 L'espèce et la classification des végétaux 15
 - 1.6 Les grandes subdivisions du règne végétal 16
 - Guide d'étude 20
-

généralités

1.1 Qu'est-ce qu'un végétal?

Un végétal est un être vivant, c'est-à-dire que, par opposition à l'inanimé, au minéral et à la matière brute, il est organisé, croît, se nourrit et se reproduit.

Il est **organisé**, c'est-à-dire qu'il est formé d'unités distinctes, les *cellules*, unies entre elles, constituant la base de sa structure et elles-mêmes structurées. Comme toute matière vivante, les végétaux sont composés de matériaux organiques d'une grande complexité chimique.

Il **croît**, c'est-à-dire qu'il naît d'un "germe" minuscule, grandit et se développe jusqu'à produire un organisme adulte qui, finalement, meurt. Contrairement à l'animal, *le végétal vit tout en poursuivant sa croissance*.

Il **se nourrit**, c'est-à-dire qu'il puise à l'extérieur des matériaux qu'il transforme chimiquement jusqu'à en faire sa propre substance.

Il **se reproduit**, c'est-à-dire qu'il peut produire d'autres individus qui lui ressemblent.

1.2 Les aspects de l'étude scientifique des végétaux

Ces aspects sont variés et nombreux.

La **biologie végétale** ou **botanique** étudie le végétal sous ses aspects les plus divers, faisant abstraction de ceux qui sont propres à une espèce ou à un petit groupe d'espèces.

La **morphologie** étudie les formes et les structures externes typiques des plantes ainsi que les transformations dont chacune des parties peut faire l'objet, sous l'influence du milieu ou du mode de vie par exemple.

L'**anatomie** étudie, à l'aide du microscope, la répartition et les relations réciproques des différents tissus qui constituent la structure interne des organes.

L'**histologie** étudie de façon approfondie la structure, l'organisation et les caractères particuliers des tissus, en général indépendamment de leurs relations réciproques.

L'étude analytique peut être poussée jusqu'à la cellule, unité élémentaire de chaque tissu, c'est la **cytologie**.

Chacune de ces études est donc essentiellement descriptive sans pour autant être statique. Chaque organe ou tissu doit être envisagé, non seulement dans sa forme adulte ou son organisation définitive, mais aussi à partir de son origine et suivant son développement progressif et ordonné. La morphologie bien comprise n'est pas seulement la science des formes mais aussi la *science des transformations*. Elle englobe donc également la **morphogenèse**, l'**organogenèse**, l'**histogenèse**, la **cytogenèse**.

Les termes **morphogenèse**, **organogenèse**, **histogenèse**, **cytogenèse** sont également utilisés.

En **physiologie**, l'étude porte sur le fonctionnement du végétal, sur les phénomènes intervenant dans la réalisation de ses tendances foncières (croissance, nutrition, reproduction, etc.).

La **systématique** traite des ressemblances et les différences entre les végétaux et les groupes en ensembles ordonnés (espèces, genres, familles, etc.), en un système le plus naturel et le plus cohérent possible, englobant tous les végétaux connus. Cette discipline nécessite une connaissance particulière des espèces végétales et impose une étude comparative de tous les groupements constitués.

Les termes **systématique** et **botanique** sont parfois considérés localement comme des synonymes.

La **phytogéographie** ou **géographie botanique** étudie la répartition géographique des végétaux à la surface du globe.

L'**écologie végétale** s'intéresse aux rapports entretenus entre les végétaux et leur milieu naturel.

La **phytosociologie** étudie les groupements d'individus et d'espèces dans le milieu naturel ainsi que leurs relations réciproques.

La **phytopathologie** étudie les maladies des végétaux.

La **palynologie** est l'étude des pollens.

La **paléobotanique** ou **paléontologie végétale** se consacre à l'étude des végétaux fossiles.

L'**éthologie végétale** s'intéresse à ce qui peut être considéré comme le comportement, les moeurs des végétaux pour les modalités de la dispersion du pollen, des graines, etc. ainsi qu'aux rapports entre les végétaux et les animaux (pollinisation par les insectes).

La **cryptogamie**, l'**algologie** et la **mycologie** s'occupent respectivement de l'étude des Cryptogames, des Algues et des Champignons.

La **phytogénétique** a pour objectif l'étude des modalités de la transmission des caractères héréditaires et l'amélioration des espèces végétales.

La **biotechnologie végétale** vise à appliquer aux végétaux les techniques de bioconversion en vue d'une utilisation industrielle.

L'**agriculture**, la **foresterie**, la **sylviculture**, l'**horticulture** et les **industries alimentaires** sont des disciplines ou industries qui visent à une exploitation optimale des ressources et des productions végétales.

1.3 Les organes végétatifs et reproducteurs des plantes à graines

Les plantes à graines possèdent 3 organes végétatifs fondamentaux: la racine, la tige et la feuille (figure 1.1).

La **racine** est généralement souterraine, tandis que la **tige** est habituellement aérienne et dressée. La région de rencontre entre la tige et la racine constitue le **collet**. Les zones de croissance sont situées à l'extrémité de ces organes et sont protégées respectivement par la **coiffe** chez la racine et par des ébauches de feuilles dans le **bourgeon terminal** de la tige. Les **feuilles**, organes généralement aplatis et verts, sont toujours insérées (c'est-à-dire fixées) sur une tige au niveau de renflements appelés **noeuds**. La portion de tige située entre deux noeuds est un **entre-noeud**. A l'aisselle de chaque feuille se trouve un **bourgeon axillaire**: certains de ces bourgeons produiront des **rameaux**, terminés eux aussi par un bourgeon terminal. Les **bourgeons** renferment, à l'état d'ébauches, les organes de la tige feuillée et, éventuellement, des organes reproducteurs.

Les organes reproducteurs de la plupart des plantes à graines sont les **fleurs**, souvent groupées en **inflorescences**. Une fleur comprend un certain nombre de pièces disposées généralement en verticilles, soit, de l'extérieur vers l'intérieur (figures 1.1 et 1.2):

- le **calice**, généralement vert et composé de **sépales**,
- la **corolle**, la plupart du temps vivement colorée et formée de **pétales**,
- l'**androcée**, partie mâle de la fleur, constitué d'**étamines**,
- le **gynécée** ou **pistil**, partie femelle de la fleur, constitué de l'**ovaire**, du **style** et du **stigmate**.

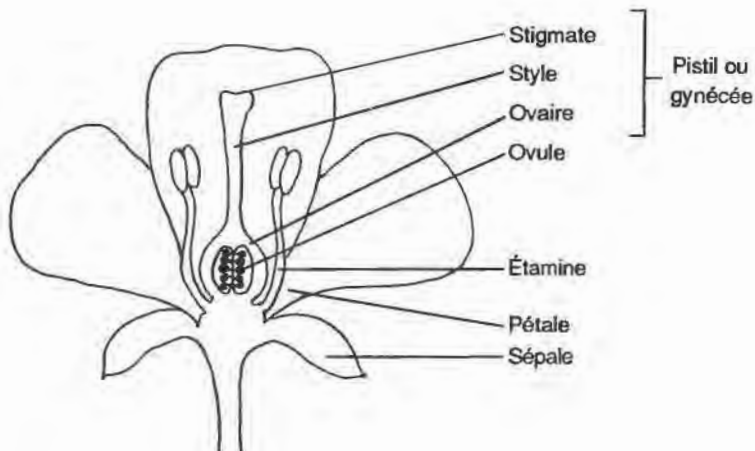


Figure 1.2
Détail de la fleur.

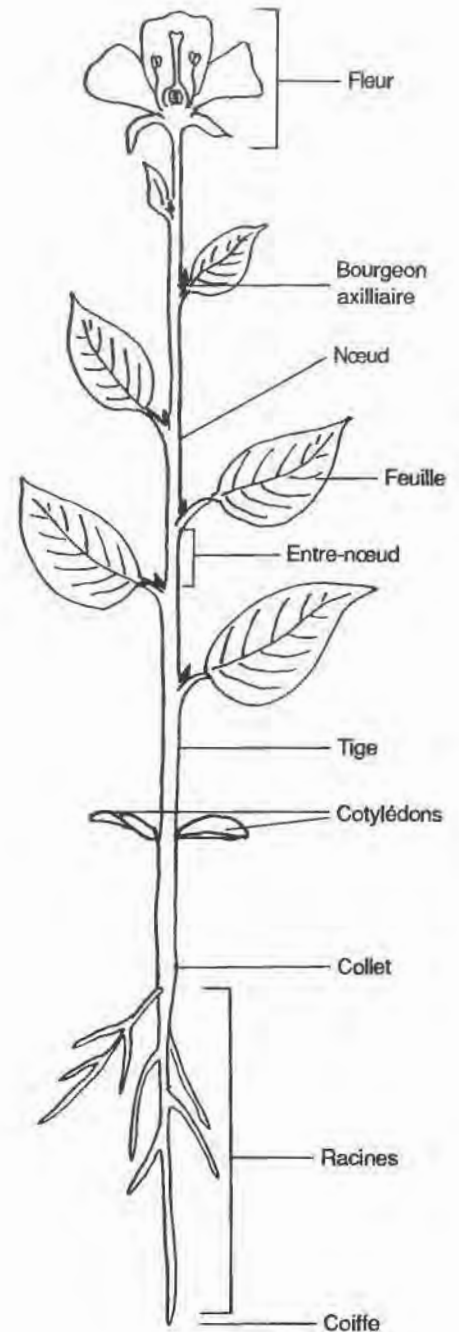


Figure 1.1
Les organes des plantes à fleurs.

L'ovaire contient des **ovules** qui, après certaines transformations, deviendront des **graines**. Celles-ci seront disséminées et leur germination permettra la production d'un nouvel individu car ces graines renferment déjà l'ébauche d'une nouvelle plante, l'**embryon**.

1.4 La cellule végétale: structure générale

Il est maintenant établi que tout organisme vivant est formé d'unités appelées **cellules**, celles-ci étant l'objet d'étude de la *cytologie*.

La cellule renferme le **protoplasme**, matière vivante constituée de deux parties fondamentales, le **cytoplasme** et le **noyau** (figure 1.3).

Le *cytoplasme* est limité par la **membrane plasmique** et renferme, au sein d'une substance fondamentale, le **cytosol**, plusieurs **organites** (mitochondries, appareil de Golgi, plastes, ribosomes, etc.), qui remplissent divers rôles dans la cellule, et des enclaves inertes comme les vacuoles et les granules de réserve formant le **paraplasme**.

Les **organites** sont des structures cellulaires capables de remplir une fonction déterminée. Le terme "organelle" est parfois utilisé comme synonyme d'organite.

Le **noyau** est habituellement sphérique et possède une structure caractéristique. Entouré d'une **enveloppe nucléaire**, il renferme un ou plusieurs **nucléoles** et de la **chromatine** dont un des constituants, l'ADN (acide désoxyribonucléique), est dépositaire de l'information génétique.

La cellule végétale se distingue principalement de la cellule animale par plusieurs caractéristiques.

- la présence chez les végétaux supérieurs d'une **paroi squelettique** enveloppant la cellule, formée d'un mélange de glucides élaborés par le protoplasme et constituée surtout de substances pectiques et de cellulose; cette paroi, tout comme les **inclusions inertes**, appartient au **paraplasme**;
- la présence dans la cellule d'une importante quantité d'eau contenue dans les **vacuoles** qui exercent un **rôle mécanique** dans le maintien de la rigidité des organes végétaux (**turgescence**) et qui constituent un **élément moteur de la croissance**;
- la présence de **plastides**, organites caractéristiques des végétaux, en particulier les **chloroplastes** dans lesquels s'effectue la **photosynthèse**, réaction biochimique par laquelle la plante utilise l'énergie lumineuse pour synthétiser de la matière organique à partir de substances minérales (CO_2 et H_2O) et pour produire l'oxygène nécessaire à la vie sur terre;
- un **appareil de Golgi** très limité;
- l'absence de **centrosome** chez presque tous les végétaux.

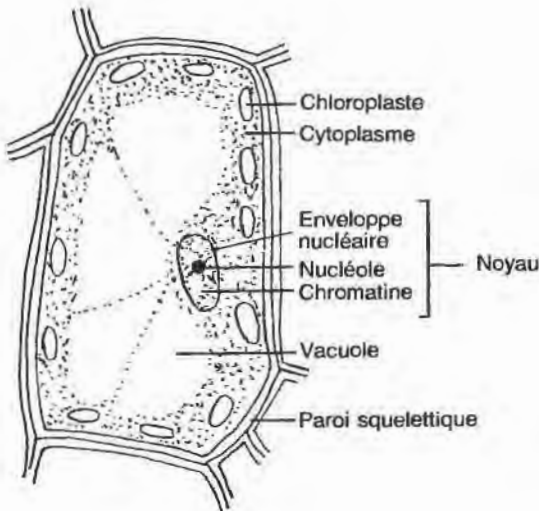


Figure 1.3
La cellule végétale vue au microscope photonique:
protoplasme = noyau + cytoplasme,
paraplasme = vacuoles + inclusions inertes + parois
squelettiques.

1.5 L'espèce et la classification des végétaux (tableau 1.1)

L'observation des végétaux dans la nature révèle l'extraordinaire variété et la diversité de l'ensemble des individus végétaux qui nous entourent. Pourtant, parmi eux, des spécimens presque identiques font manifestement partie d'une même **espèce**. Le botaniste systématique est ainsi amené à se livrer à un double travail:

- identifier les individus de la même *espèce* et réunir en une description précise ou **diagnose** les caractères qui leur sont propres et qui se perpétuent dans leur descendance;
- classer les *espèces* différentes en un système ordonné et cohérent.

La nomenclature botanique est régie par un *code international* dont le principe de base est la **nomenclature binaire**.

L'**espèce** est considérée comme l'*unité systématique de base dans la nomenclature botanique*: ainsi, deux individus appartiennent à la même espèce s'ils sont semblables. Encore faut-il que les caractères communs qui les distinguent des autres végétaux soient *héréditaires*.

Selon les règles de ce code, le nom officiel complet d'une espèce est *exprimé en latin* et est une *combinaison binaire comportant un nom de genre suivi d'une épithète spécifique et accompagné de l'abréviation du nom du botaniste auteur de la description de cette espèce*, *Pisum sativum* L. par exemple. Cette espèce, le Pois cultivé, a été décrite par Linné, botaniste suédois qui a mis en place les bases de la nomenclature actuelle. *Toujours écrit en italiques*, le **nom scientifique latin** est reconnu mondialement, dans toutes les langues, contrairement au **nom vernaculaire** qui diffère d'une langue à l'autre et souvent, dans une même langue, d'une région à l'autre.

À titre d'exemple, les francophones d'Europe appellent Myrtilles les représentants du genre *Vaccinium* (famille des Éricacées) que les franco-canadiens et particulièrement les québécois connaissent sous le nom de Bleuets. Mais, pour un européen, Bleuets est le nom vernaculaire de *Centaurea cyanus*, une Astéracée à fleurs bleues dont le fruit, sec comme celui du Pissenlit (*Taraxacum*), ne peut rivaliser avec les myrtilles d'Europe ou les bleuets du Lac-Saint-Jean dans la préparation de succulentes tartes et de confitures.

L'espèce peut se subdiviser en plusieurs **sous-espèces**, **racés**, **variétés**, **formes** ne différant entre elles que par l'une ou l'autre particularité héréditaire, la couleur des fleurs par exemple, qui ne constitue pas un caractère structural.

La comparaison des espèces entre elles conduit à constater que certains groupes d'espèces possèdent en commun un ensemble de traits portant notamment sur des caractères importants, en particulier la structure des organes floraux. Cette similitude dénote un lien de parenté et ces espèces sont alors réunies dans un même **genre**.

Certains genres ont un air de famille malgré de nombreuses dissemblances réelles et importantes; ils forment des **familles**. Celles-ci sont de la même façon groupées en **ordres**, les ordres en **classes** et les classes en **embranchements**. L'ensemble des embranchements de végétaux constitue le règne végétal.

Les noms de familles se terminent par **-acées** (*-aceae*), les noms d'ordres par **-ales**, ceux de classes par **-opsides** (*-opsida*) et ceux d'embranchements par **-phytes** (*phyta*).

Tableau 1.1
Les principales unités systématiques de la botanique.

Embranchement -phytes
Classe -opsides
Ordre -ales
Famille -acées
Genre substantif (toujours avec majuscule)
Espèce individus semblables caractères héréditaires qualificatif (toujours avec minuscule)
Sous-espèce Race Variété Forme Cultivar (cv) différences minimales (exemple couleur) pas de différence dans l'organisation

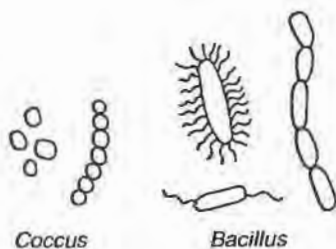


Figure 1.4
PROCARYOTES: exemples de bactéries.

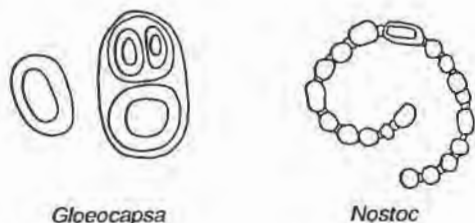


Figure 1.5
PROCARYOTES: exemples d'algues bleues ou Cyanobactéries.

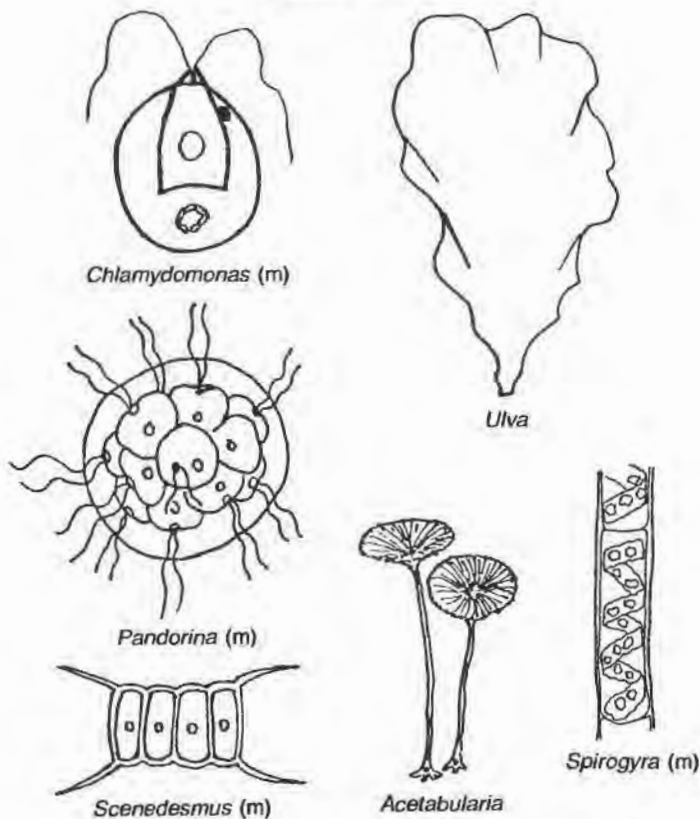
1.6 Les grandes subdivisions du règne végétal (tableau 1.2)

Bien que l'étude de la classification des végétaux ne fasse pas partie de cet ouvrage, il est opportun d'en esquisser les grandes lignes afin de mieux comprendre les notions qui suivront.

Les organismes les plus simples sont les PROCARYOTES (*pro* = primitif). Classés autrefois parmi les végétaux, ils forment actuellement un groupe distinct. En effet, par leur structure cytotogique, ils diffèrent des autres organismes, les EUCARYOTES (*eu* = vrai), regroupant l'ensemble des végétaux et des animaux.

Contrairement à la cellule eucaryote, la cellule procaryote ne possède pas de noyau mais une double hélice d'ADN sans enveloppe nucléaire. De plus, le cytoplasme ne contient que des ribosomes. Ce groupe réunit les *Bactéries* (figure 1.4), les *Algues bleues* ou *Cyanobactéries* (figure 1.5) et les *Actinomycètes*. Certains auteurs assimilent tous les Procaryotes à différents types de Bactéries.

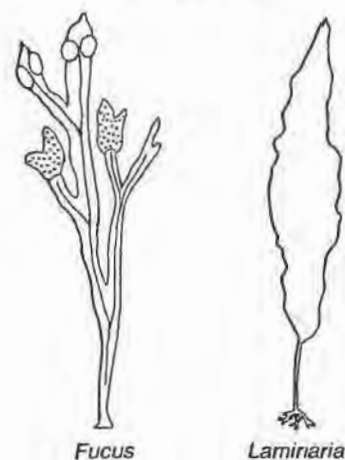
ALGUES VERTES



DIATOMÉES (m)



ALGUES BRUNES



ALGUES ROUGES



Figure 1.6
EUCARYOTES VÉGÉTAUX: exemples d'algues dont certaines sont microscopiques (m).

Parmi les EUCARYOTES VÉGÉTAUX, se classent les Thallophytes, les Bryophytes, les Ptéridophytes et les Spermatophytes.

Le terme Spermaphytes est également utilisé.

Les plus simples parmi les végétaux, les *Thallophytes* sont unicellulaires ou pluricellulaires et se définissent par des *caractères négatifs*:

- pas de racine
 - pas de tige
 - pas de feuille
- } caractéristiques.

L'appareil végétatif de ces plantes, de formes très diverses, est appelé **thalle** (*thallos* = pousse). Les Thallophytes comprennent les Algues, toujours chlorophylliennes (figure 1.6), les Champignons non chlorophylliens (figure 1.7) et les Lichens. Chez les *Champignons*, le thalle est souvent formé de filaments isolés ou enchevêtrés appelés **hyphes** et constituant le **mycélium**. Les *Lichens* résultent de l'association (**symbiose**) d'une algue avec un champignon.

La **symbiose** est une association durable et réciproquement profitable entre deux organismes vivants.

Les autres végétaux comportent au moins un **axe** portant des expansions latérales, les **feuilles**, ce sont les *Cormophytes* (*cormos* = tige).

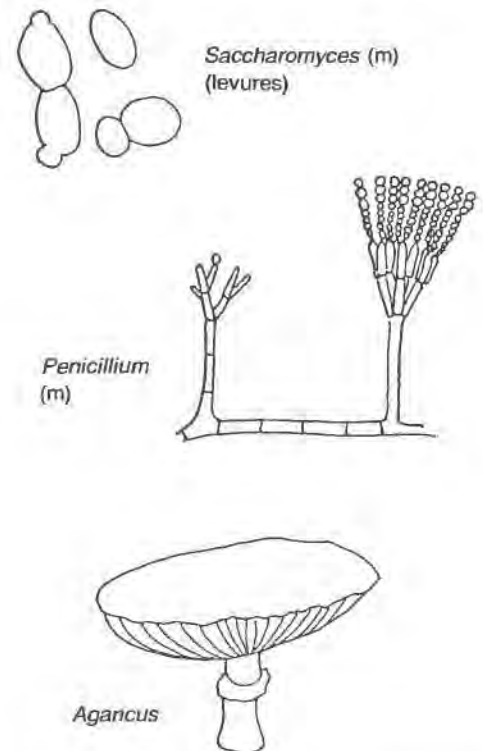


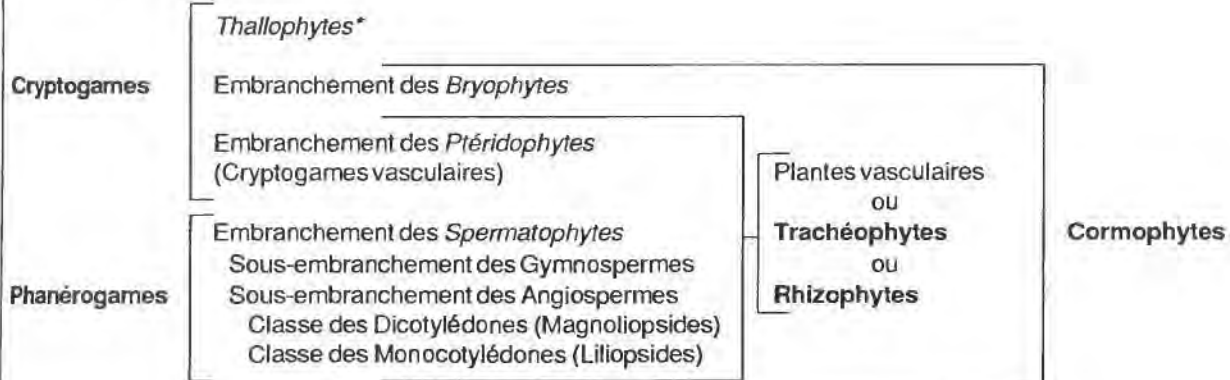
Figure 1.7
EUCARYOTES VÉGÉTAUX: exemples de champignons dont certains sont microscopiques (m).

Tableau 1.2

Les grandes subdivisions du règne végétal.

- PROCARYOTES: Algues bleues (ou Cyanobactéries), Actinomycètes (ou Mycobactéries) et Bactéries

- EUCARYOTES:



* Les Thallophytes sont à considérer comme une sorte de superembranchement regroupant plusieurs embranchements d'Algues et de Champignons ainsi que les Lichens.

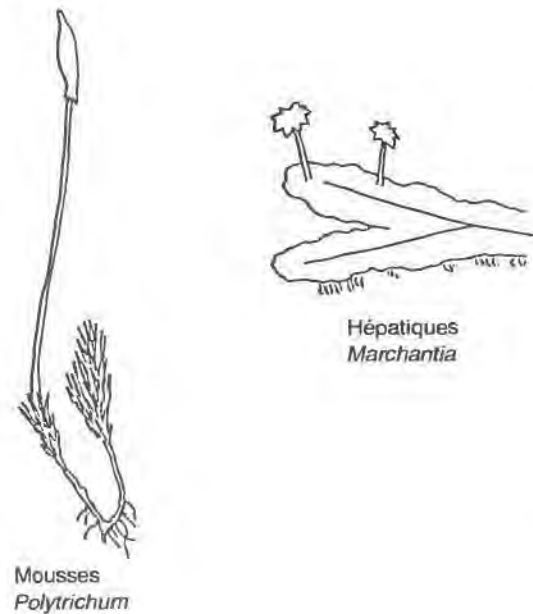


Figure 1.8
EUCARYOTES VÉGÉTAUX: exemples de Bryophytes.

Les plus simples sont les *Bryophytes* (*bryon* = mousse; *phyton* = plante), dont l'appareil végétatif, généralement formé d'une **tige** et de **feuilles**, ne comporte pas de racines véritables mais des **rhizoïdes** ayant la forme de filaments (figure 1.8). Ces organismes n'ont pas d'appareil conducteur différencié. Ils comprennent les Mousses et les Hépatiques.

Certaines possèdent un thalle rubané (Hépatiques à thalle) mais des caractères de l'appareil reproducteur les rattachent à ce groupe systématique.

Les *Ptéridophytes* (*pteris* = fougère) comportent des **tiges**, des **feuilles** et des **racines** (figure 1.9) ainsi qu'un **appareil conducteur différencié**. Leur mode de reproduction est différent des autres plantes vasculaires: en effet, les fougères ne forment ni **fleurs** ni **graines**. Tout comme les Thallophytes et les Bryophytes, les Ptéridophytes se reproduisent par des **spores**, cellules isolées ne renfermant pas d'embryon.

Les Thallophytes et les Bryophytes sont des *Cryptogames* (*cryptos* = caché; *gamos* = mariage) **non vasculaires**. Les Ptéridophytes sont des *Cryptogames vasculaires*.

Les plantes supérieures, les *Phanérogames* (*phaneros* = apparent) ou *Spermatophytes* (*sperma* = graine), sont les "plantes à **graines**" (figure 1.10). Celles-ci sont généralement produites dans les fleurs. L'organe reproducteur femelle de ce groupe est l'**ovule**. Chez les *Gymnospermes* (*gymnos* = nu), comme le Pin (*Pinus*) et le Sapin (*Abies*), l'ovule et la graine sont **nus**. Si l'ovule est situé dans un



Figure 1.9
EUCARYOTES VÉGÉTAUX: exemples de Ptéridophytes.

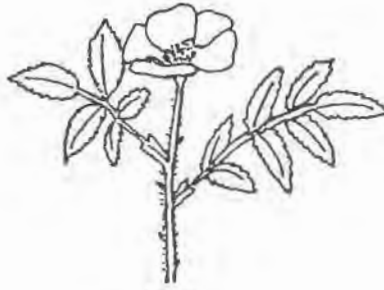
GYMNOSPERMES



Picea

ANGIOSPERMES

Dicotylédones
Magnoliopsides



Rosa

Monocotylédones
Liliopsides



Lilium

organe clos, l'**ovaire**, la graine sera incluse dans un **fruit**. C'est le cas chez les *Angiospermes* (*aggeion* = récipient) qui constituent actuellement le groupe le plus nombreux de végétaux.

Le sous-embranchement des Angiospermes comprend deux classes qui se distinguent d'après le nombre des premières feuilles de l'embryon ou **cotylédons**:

- les *Dicotylédones* (*Magnoliopsides*), à deux cotylédons comme la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*), la Betterave (*Beta*), les Érables (*Acer*), etc.;
- les *Monocotylédones* (*Liliopsides*), à un cotylédon comme le Blé (*Triticum*), l'Avoine (*Avena*), la Tulipe (*Tulipa*), les Orchidacées, etc.

Les Ptéridophytes et les Spermatophytes constituent les *Rhizophytes* (*rhizos* = racine) car toutes possèdent des racines. Ce sont aussi des *plantes vasculaires* et, pour cette raison, elles sont également nommées *Trachéophytes* (trachées = nom donné à certains éléments vasculaires).

Actuellement, les Gymnospermes vivantes sont au nombre de 250 espèces environ sur un total approximatif de 250 000 pour l'ensemble des Spermatophytes.

Figure 1.10
EUCARYOTES VÉGÉTAUX: exemples de Spermatophytes.

guide d'étude

Termes scientifiques importants

- 1.2 biologie végétale
 - botanique
 - morphologie végétale
 - organographie
 - anatomie
 - histologie
 - cytologie
 - morphogenèse
 - organogenèse
 - histogenèse
 - cytogenèse
 - physiologie végétal
 - systématique
 - phytogéographie ou géographie botanique
 - écologie végétale
 - phytosociologie
 - phytopathologie
 - palynologie
 - paléobotanique ou paléontologie végétale
 - éthologie végétale
 - cryptogamie
 - algologie
 - mycologie
 - phytogénétique
 - biotechnologie végétale
- 1.3 racine
 - tige
 - collet
 - coiffe
 - bourgeon terminal
 - feuille
 - noeud
 - entre-noeud
 - bourgeon axillaire
 - rameau
 - fleur
 - inflorescence
 - calice
 - sépale
 - corolle
 - pétale
 - androcée
 - étamine
 - gynécée
 - pistil
 - ovaire
 - style
 - stigmate

- ovule
- graine
- embryon

- 1.4 cellule
 - protoplasme
 - cytoplasme
 - noyau
 - membrane plasmique
 - cytosol
 - organite (ou organelle)
 - paraplasme
 - mitochondrie
 - appareil de Golgi
 - plaste
 - ribosome
 - enveloppe nucléaire
 - nucléole
 - chromatine
 - ADN (acide désoxyribonucléique)
 - paroi squelettique
 - inclusion inerte
 - vacuole
 - turgescence
 - chloroplaste
 - photosynthèse
 - centrosome

- 1.5 espèce
 - diagnose
 - nomenclature binaire
 - nom vernaculaire
 - sous-espèce
 - race
 - variété
 - forme
 - genre
 - famille
 - ordre
 - classe
 - embranchement

- 1.6 Procaryotes
 - Eucaryotes
 - Bactéries
 - Algues bleues
 - Actinomycètes
 - Thallophytes
 - thalle
 - algue
 - champignon
 - lichen
 - hyphe
 - mycélium
 - symbiose

Cormophytes
Bryophytes
rhizoïde
Ptéridophytes
spore
Cryptogames vasculaires
Phanérogames
Spermatophytes
Gymnospermes
fruit
Angiospermes
cotylédon
Monocotylédones (Liliopsides)
Dicotylédones (Magnoliopsides)
Rhizophytes
Trachéophytes

pour en savoir plus...

Sur les grands groupes végétaux

des ABBAYES, H., M. CHADEFAUD, J. FELDMANN, Y. de FERRÉ,
H. GAUSSEN, P. P. GRASSÉ et A. R. PRÉVOT (1978) *Précis de
Botanique. Tome 1. Végétaux inférieurs*. Masson, Paris.

GAUSSEN, H., J.-F. LEROY et P. OZENDA (1982) *Précis de
Botanique. Tome 2. Végétaux supérieurs*. Masson, Paris.

RUSHFORTH, S., R. (1976) *The Plant Kingdom. Evolution and
Form*. Prentice-Hall, New Jersey.

morphologie externe

CHAPITRE 2 LA RACINE 25

- 2.1 La racine principale et ses ramifications 25
- 2.2 Racines latérales 27
- 2.3 Adaptations écologiques et biologiques des racines 29
- Guide d'étude 31

CHAPITRE 3 LA TIGE 35

- 3.1 Les tiges aériennes 35
- 3.2 Les bourgeons 36
- 3.3 La ramification 38
- 3.4 Adaptations biologiques et écologiques des tiges 40
- Guide d'étude 46

CHAPITRE 4 LA FEUILLE 51

- 4.1. Caractères généraux 51
- 4.2. Polymorphisme foliaire ou hétérophylle 58
- 4.3. Adaptations biologiques et écologiques de la feuille 58
- 4.4. Préfoliation 62
- 4.5. Phyllotaxie 64
- Guide d'étude 67

CHAPITRE 5 L'INFLORESCENCE 71

- 5.1 Pédoncule floral, pédicelle, bractées et bractéoles 71
- 5.2 Types d'inflorescences 73
- 5.3 Inflorescences simples 73
- 5.4 Inflorescences composées 76
- Guide d'étude 78

CHAPITRE 6 STRUCTURE GÉNÉRALE DE LA FLEUR 81

- 6.1 Constitution générale 81
- 6.2 Schéma théorique de la fleur 82
- 6.3 Types de réceptacles 84
- 6.4 Insertion des pièces florales 85
- 6.5 Répartition des sexes dans les fleurs et sur les individus 86
- 6.6 Variations des verticilles floraux 87
- 6.7 Symétrie florale 87
- 6.8 Nature de la fleur 87
- Guide d'étude 88

CHAPITRE 7: LE PÉRIANTHE 91

- 7.1 Le calice 91
- 7.2 La corolle 93
- Guide d'étude 98

CHAPITRE 8: L'ANDROCÉE 101

- 8.1 Étamine: filet, connectif, anthère; staminode 101
- 8.2 Disposition des étamines 103
- 8.3 Relations des étamines avec les autres verticilles floraux 105
- 8.4 Le pollen mûr 106
- Guide d'étude 108

CHAPITRE 9: LE GYNÉCÉE 111

- 9.1 Le pistil: ovaire, style, stigmate 111
- 9.2 Types de gynécées 112
- 9.3 Placenta et placentation 113
- 9.4 Position relative du gynécée par rapport aux autres pièces florales 114
- Guide d'étude 115

CHAPITRE 10: CONCLUSION 119

- 10.1 Formations analogues 119
 - 10.2 Formations homologues 120
 - 10.3 Convergences morphologiques 120
 - Guide d'étude 122
-

la racine

La racine est un organe habituellement *souterrain*, qui présente un **géotropisme positif** (croissance dans la même direction que l'attraction terrestre) et dont le rôle est :

- de fixer la plante au sol,
- d'absorber l'eau et les sels minéraux.

Cet organe est surtout identifiable par une structure anatomique caractérisant également des organes qui ne remplissent pas nécessairement ces rôles, comme les racines aériennes de certaines plantes (*Philodendron*, *Hedera*, le Lierre); les aspects anatomiques de cette structure seront étudiés au chapitre 21.

2.1 La racine principale et ses ramifications

La racine principale provient du développement de la **radicule** embryonnaire après la germination de la graine (figure 2.1). Elle comporte plusieurs régions ou zones à partir de son extrémité.

a) La **coiffe** est un étui en doigt de gant recouvrant l'extrémité de la racine. Elle s'exfolie vers l'extérieur et se renouvelle par l'intérieur. Lorsque la racine pénètre dans le sol, la coiffe y "lubrifie" la progression de la racine. La coiffe manque sur les **racines-suçoirs** (voir paragraphe 3) et, parfois, sur les racines revêtues d'un feutrage de filaments mycéliens formant des **mycorhizes** (figure 2.2).

Les **mycorhizes** sont des associations établies entre des champignons et l'extrémité des racines. Elles fournissent à la plante les minéraux essentiels et la protègent contre diverses maladies. En contrepartie, la plante procure au champignon des sucres qu'elle fabrique par photosynthèse. Étant profitable aux deux partenaires, cette association constitue une véritable symbiose. Chez les **ectomycorhizes**, les hyphes mycéliens forment un manchon enveloppant les extrémités des racines.

b) La **zone lisse**, ou zone de croissance, s'étend sur 1 à 2 mm.

c) La **zone pilifère** débute à quelques millimètres de l'extrémité de la racine, s'étend sur quelques centimètres et est recouverte de **poils absorbants** jouant un rôle dans l'absorption d'eau et de sels minéraux. Ces poils ne se forment pas toujours sur les racines aériennes et chez certaines plantes aquatiques. Chez l'Élodée (*Elodea*), par exemple, les poils absorbants ne se développent que sur la partie de la racine enfoncée dans la vase.

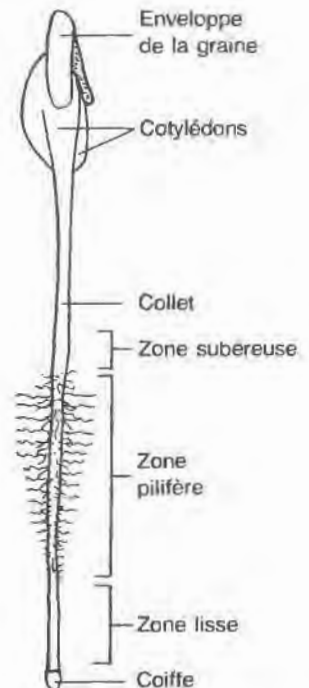


Figure 2.1
Germination montrant les détails de la radicule et de l'extrémité de la racine.

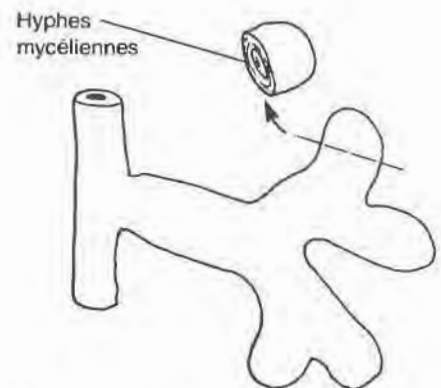


Figure 2.2
Exemple de mycorhizes: ectomycorhizes et coupe d'une racine enveloppée d'hyphes mycéliennes.

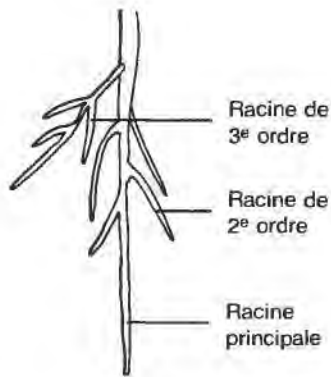


Figure 2.3
Le système racinaire.

d) La **zone subéreuse** succède à la zone pilifère et présente un aspect brunâtre, plus ou moins rugueux, dû aux cellules qui jouent un rôle protecteur (voir chapitre 19).

Cette racine principale fait partie de l'axe de la plante. En se ramifiant, elle produit des racines de deuxième ordre qui se ramifieront à leur tour en émettant des racines de troisième ordre et ainsi de suite (figure 2.3). Ces formations de premier ordre et d'ordre plus élevé sont des **radicelles**.

Tout cet ensemble, racine principale et radicelles, constitue le **système racinaire** ou **radiculaire** de la plante. Si la racine principale primaire prédomine par ses dimensions, le système racinaire est **pivotant**. La racine peut alors atteindre un développement considérable chez la Carotte (*Daucus carota*) (figure 2.4, a), les Betteraves sucrière et potagère (*Beta*) et le Panais (*Pastinaca*). Au système pivotant, s'oppose le système **fasciculé** (figure 2.4, b). Fréquent chez les Poacées, il résulte de l'arrêt de croissance ou de l'avortement précoce du pivot et de son remplacement par les premières racines adventives disposées en faisceau à la base de la tige (figures 2.4, d et 2.9).

Dans la nature, le mélange de plantes possédant les deux systèmes racinaires permet l'exploitation de niveaux différents du sol. Les racines fasciculées occupent les couches superficielles alors que les racines pivotantes s'enfoncent profondément.

Les **racines de deuxième ordre** n'apparaissent pas de façon désordonnée sur la racine principale mais *en files longitudinales* (exemple, la Carotte, *Daucus carota*, figure 2.4, a). Celles-ci forment entre elles un angle constant pour un genre ou pour un groupe systématique donné.

Chez le Ricin (*Ricinus*) par exemple, les racines se développent le long de 4 files longitudinales séparées l'une de l'autre par un angle de 90°.

Les racines de deuxième ordre se ramifient de la même façon que les racines principales.

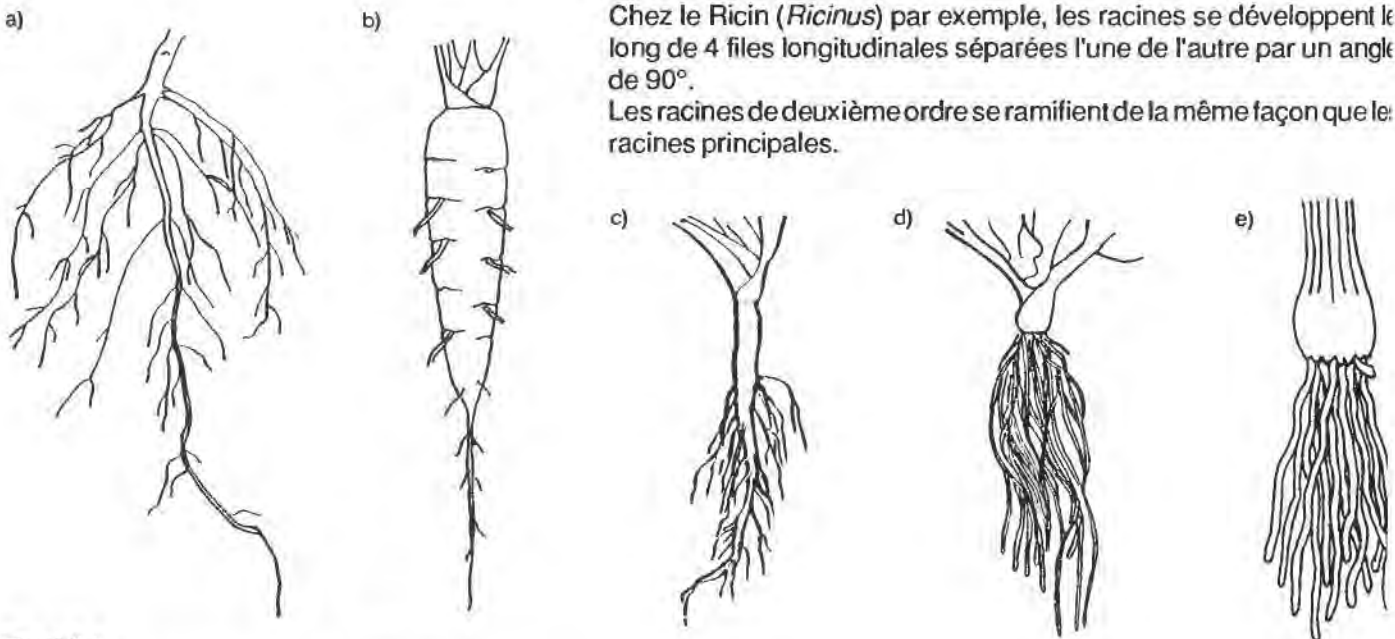


Figure 2.4
Systèmes racinaires pivotants chez (a) le Seneçon, (b) la Carotte et (c) le Salsifis; système fasciculé chez (d) le Plantain et (e) l'Oignon.

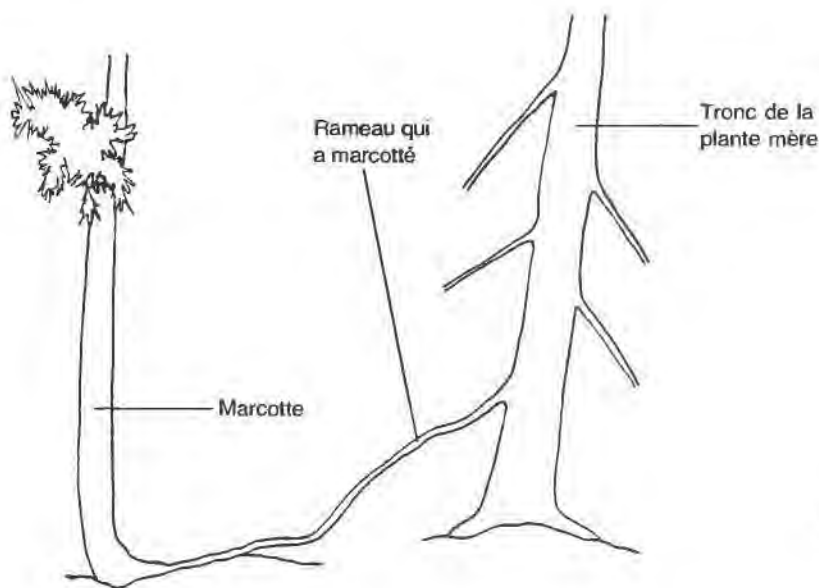


Figure 2.5
Marcotte naturelle de l'Épinette noire.

2.2 Racines latérales

Contrairement aux précédentes, les **racines latérales** ne prolongent pas la tige et ne font pas partie du système racinaire de la plante. Certains auteurs distinguent les racines latérales **régulières** qui naissent sur la tige en certains points déterminés, en relation avec les feuilles et les noeuds, et les racines **adventives** qui se forment en d'autres endroits.

Ces racines latérales apparaissent sur la tige, aux noeuds et aux entre-noeuds, et sont les seules racines présentes chez les espèces à tiges souterraines (voir chapitre 3). Elles peuvent également apparaître sur des feuilles (*Begonia*).

L'aptitude de certaines espèces à former ces racines contribue à la multiplication végétative des plantes. Celle-ci peut s'effectuer par :

- **marcottage** lorsqu'une tige aérienne s'enterre et prend racine; le marcottage peut être spontané (*Picea mariana*, l'Épinette noire ou Épicéa marial, figure 2.5) ou provoqué (la Vigne, *Vitis*);
- **bouturage** quand un fragment végétal ou bouture, prélevé et planté en terre, prend racine et produit un nouvel individu (figure 2.6).

Chez de nombreuses Ronces (*Rubus*), les tiges souples ne vivent que deux ans. Pendant la deuxième année, la tige s'arque et lorsque son extrémité atteint le sol, celle-ci s'y enracine et émet un groupe de nouvelles tiges (**turions**).

Un **turion** désigne aussi une tige naissant de la souche d'une plante vivace. Le terme turion est encore utilisé comme synonyme d'**hibernacle**: petit bourgeon d'un type particulier qui, chez certaines plantes aquatiques, persiste d'une année à l'autre, à l'état de vie latente après la destruction saisonnière de toutes les parties de la plante.

Dans le cas des **plantes gazonnantes** (Poacées), les tiges couchées sur le sol émettent des racines latérales d'où partent de nouvelles tiges augmentant ainsi la surface occupée et le rendement: c'est le **tallage** (figure 2.7).

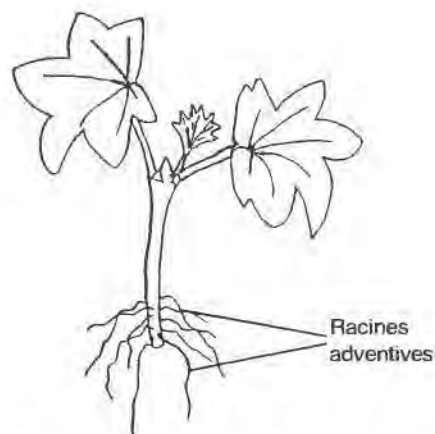


Figure 2.6
Racines adventives à la base d'une bouture de Pélargonium (couramment appelé géranium).



Figure 2.7
Jeune Poacée portant un rameau latéral qui donnera lieu au phénomène de tallage.

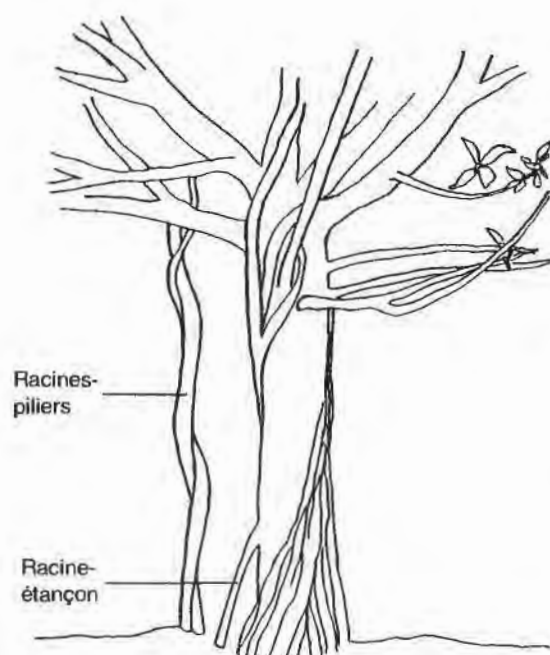


Figure 2.8
Racines-piliers et racines-étançons chez un Figuier.

Les racines peuvent également jouer le rôle de piliers (*Pandanus* et *Ficus*, le Figuier, figure 2.8). Dans ce cas, des racines naissent des branches et parviennent au sol, formant des piliers qui soutiennent les branches. Ces **racines-piliers** et des **racines-étançons**, qui forment des arcs-boutants, se rencontrent également chez les Palétuviers (*Rhizophora*) vivant dans la mangrove.

La mangrove est une association végétale caractéristique des régions littorales des tropiques où croissent en pleine vase des forêts de palétuviers.

Chez le Maïs (*Zea mays*), la racine principale a une croissance limitée et est rapidement supplantée par des racines adventives formées aux noeuds intérieurs de la plante produisant un **système racinaire fasciculé**. Plus tard, des racines adventives issues de noeuds émergeant du sol jouent le rôle de **racines-étançons** (figure 2.9).

Chez les Palmiers, la base de la tige peut être garnie d'un très grand nombre de racines adventives grêles serrées les unes contre les autres (figure 2.10).

Des racines adventives peuvent également se développer à la base de certains bourgeons (*Bryophyllum*, *Kalanchoe*) (figure 2.11) et à partir de fragments de tissus cultivés sur milieux artificiels appropriés.

La **culture de tissus végétaux** permet d'obtenir des plantes entières à partir de fragments végétaux. Elle est actuellement utilisée mondialement pour la multiplication des plantes en horticulture, en agriculture (Pomme de terre, Canne à sucre et certains arbres fruitiers) ainsi qu'en foresterie. L'objectif de cette méthode est non seulement la production rapide et en grand nombre de plants commercialisables mais aussi l'obtention de plantes résistantes aux maladies et mieux adaptées à leur environnement.

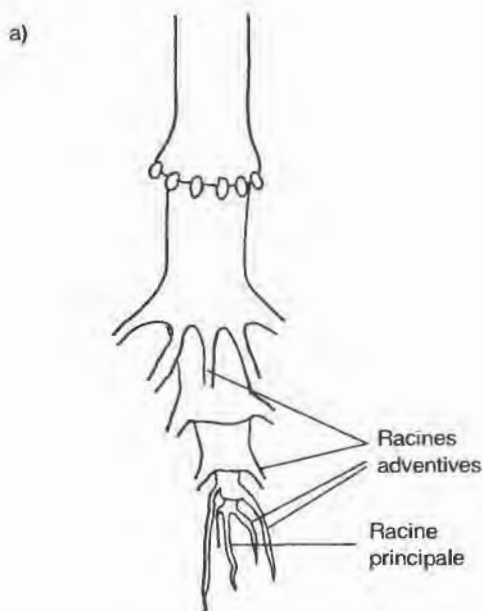


Figure 2.9
(a) Racines adventives et (b) racines-étançons chez le Maïs.

2.3 Adaptations écologiques et biologiques des racines

Le système racinaire d'une même espèce est plus réduit dans un sol humide que dans un sol sec.

Les adaptations morphologiques

Les adaptations morphologiques découlent d'un rôle particulier que ces organes sont parfois amenés à remplir.

a) Les racines évoluant en **tubercules** sont renflées; elles jouent le rôle d'*organes de réserve* chez de nombreuses plantes bisannuelles, comme la Betterave à sucre (*Beta*), la Carotte (*Daucus carota*), ou vivaces (*Dahlia*) (figure 2.12).

La vie des **plantes bisannuelles** s'étend sur deux ans. La première année, ces plantes accumulent les réserves nécessaires pour la floraison qui a lieu l'année suivante. Ces réserves sont habituellement accumulées dans la racine.

Chez certaines Orchidacées (*Ophrys*, *Orchis*), la formation de tubercules est en relation avec la présence de mycorhizes.



Figure 2.10
Nombreuses racines adventives formées à la base d'un Palmier (photo Paul Demalsy).

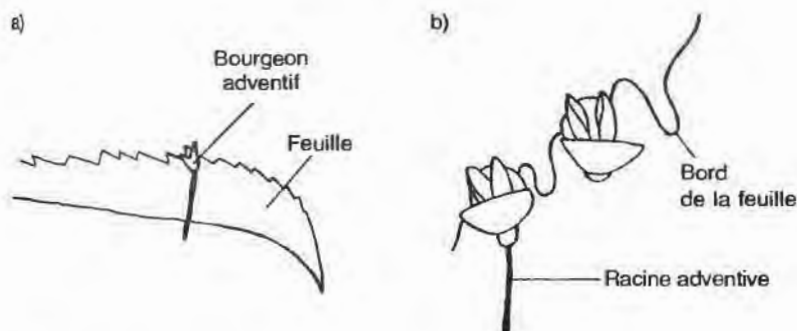


Figure 2.11
(a) Portion de feuille de *Bryophyllum* avec un bourgeon adventif; (b) bord de feuille portant deux bourgeons adventifs dont l'un est encore dépourvu de racine.

b) Les **racines aériennes** jouent parfois le rôle d'organe de fixation et sont souvent capables d'absorber l'humidité de l'air (*Philodendron*, *Monstera deliciosa*) (figure 2.13). Certaines d'entre elles peuvent acquérir de la chlorophylle et fonctionner comme organe d'assimilation.

Chez certaines Podostémacées et dans le genre *Taenyophyllum* (Orchidacées), ces racines aériennes prennent un aspect foliacé.

c) Les **racines-crampons** du Lierre (*Hedera*) (figure 2.14) assurent, comme les racines aériennes du Vanillier (*Vanilla planifolia*), la fixation de la tige à un support.

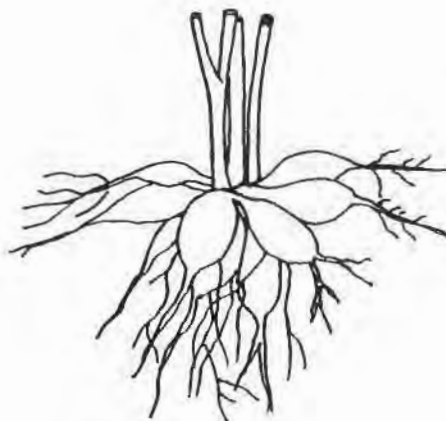


Figure 2.12
Tubercules de *Dahlia*.

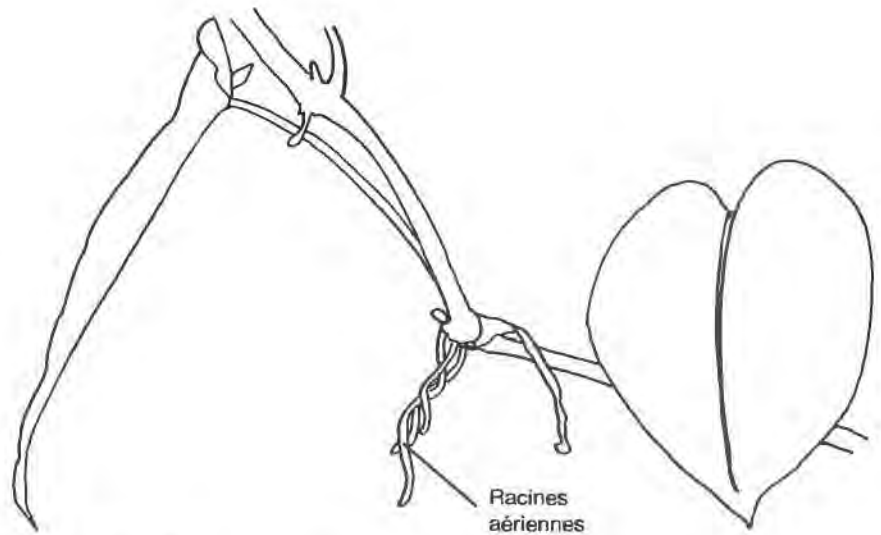


Figure 2.13
Racines aériennes de *Philodendron*.

d) Les **racines-suçoirs** constituent une adaptation propre aux plantes parasites ou hémiparasites (figure 2.15). Pénétrant dans les tissus de la plante parasitée, elles interviennent dans la fixation et la nutrition des parasites.

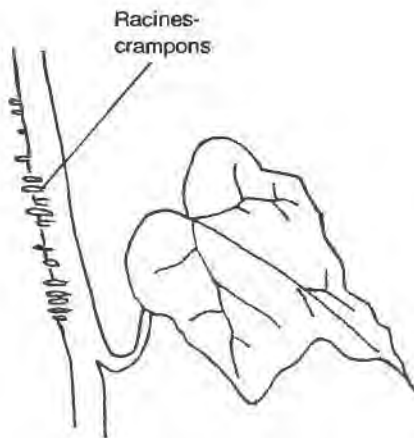


Figure 2.14
Racines-crampons d'une tige de *Lierre*.

Les **végétaux parasites** sont dépourvus de chlorophylle et ne peuvent donc effectuer la photosynthèse; incapables d'assimiler le CO_2 , ils sont **hétérotrophes pour le carbone**. Ils sont également hétérotrophes pour l'azote qu'ils ne peuvent transformer en matière organique. Certains de ces végétaux utilisent des racines-suçoirs pour puiser chez la plante hôte les substances qui leur manquent. Les **végétaux hémiparasites** ne sont hétérotrophes que pour l'azote et dépendent de leur hôte pour l'assimilation de cet élément; ils sont chlorophylliens. Plusieurs genres de la famille des Scrophulariacées (*Odontites*, *Euphrasia*, *Melampyrum*) et des Loranthacées (*Viscum album*, le Gui; *Arceuthobium*, le Petit gui) sont des exemples de plantes hémiparasites.

Bien qu'appartenant aux végétaux supérieurs, la **Cuscuta** (*Cuscuta*) ne développe pas de racines typiques; sa tige, non chlorophyllienne et incapable de se supporter par elle-même, produit de petites fleurs mais est dépourvue de feuilles. Si elle parasite surtout les plantes sauvages, la *Cuscuta* peut aussi provoquer des dégâts à certaines cultures. À la germination, elle ne tarde pas à s'enrouler autour du premier hôte végétal vivant à sa portée et à produire des racines-suçoirs (figure 2.14).

Outre les Cuscutacées, d'autres familles, comme les Orobanchacées, ne réunissent que des genres parasites dépourvus de chlorophylle. Les plantes parasites partagent avec les plantes **saprophytes** le fait d'être dépourvues de chlorophylle. Les saprophytes, comme certaines Monotropacées et certaines Orchidacées, sont incapables de s'alimenter à partir d'un substrat minéral. Elles puisent leurs éléments nutritifs dans la matière végétale en décomposition.

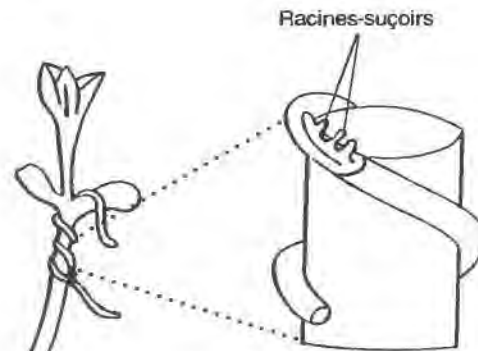
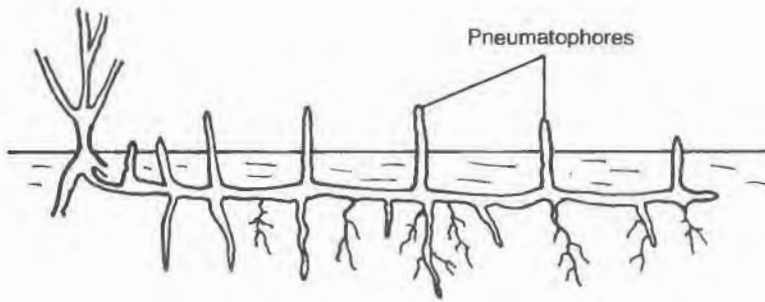


Figure 2.15
Racines-suçoirs de *Cuscuta* parasitant une jeune plantule.

a)



b)



e) Les **pneumatophores** sont les racines secondaires à géotropisme négatif de certains arbres poussant dans l'eau ou dans un milieu pauvre en oxygène. C'est le cas du Palétuvier (*Rhizophora*) et de l'Avicennia (*Avicennia nitida*) (figure 2.16). Ces racines croissent verticalement dans la vase et dans l'eau jusqu'à émerger de cette dernière.

Figure 2.16

(a) Schéma de pneumatophores d'Avicennia et (b) pneumatophores de Palétuvier (photo Micheline Manceau).

guide d'étude

Définir ou décrire

2.1 géotropisme positif

- radicule
- racine principale
- coiffe
- mycorhize
- racine suçoir
- zone lisse
- zone pilifère
- poil absorbant
- zone subéreuse
- racine de deuxième ordre
- racine de troisième ordre
- radicelle
- système racinaire ou radiculaire
- système racinaire pivotant
- système racinaire fasciculé

2.2 racine latérale

- racine latérale régulière
- racine adventive
- multiplication végétative
- marcottage
- bouturage
- turion
- plante gazonnante

tallage
racine pilier
racine-étançon

2.3 tubercule
racine aérienne
racine-crampon
racine-suçoir
plante parasite
plante hétérotrophe
plante hémiparasite
pneumatophore

Quelques questions

Quels sont les rôles de la racine?

Quel type de système racinaire assure le mieux les rôles de fixation et d'absorption des éléments nutritifs?

Quel type de racine renferme des matières de réserves?

Où se forment les racines adventives?

Quelle est l'organisation de l'extrémité de la racine?

Quels sont les rôles des racines adventives?

Quelles adaptations particulières rencontre-t-on chez les racines et quel est leur rôle?

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

La racine présente un géotropisme négatif.

Le rôle de la racine est de fixer la plante au sol et d'absorber l'eau et les sels minéraux.

Les racines de toutes les plantes possèdent une coiffe qui protège les tissus en croissance.

L'absorption des substances nutritives s'effectue au niveau de la zone subéreuse.

L'accroissement de la racine s'effectue au niveau de la zone lisse.

La ramification des racines s'effectue de façon désordonnée.

Le système racinaire est pivotant lorsque toutes les racines sont de même importance.

Des racines adventives prolongent parfois la tige.

Certaines racines peuvent effectuer la photosynthèse.

pour en savoir plus...

Sur les mycorhizes

BROCHU, M. (1983) Les champignons mycorhiziens, alliés souterrains des plantes. *Dimension Science*. 1: 19-22.

PLENCHETTE, C. (1982) Les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules (VA): un potentiel à exploiter en agriculture. *Phytoprotection*. 63 (2): 86 - 108.

Sur la culture de tissus végétaux

AUGER, R. (1984) La culture "in vitro". *Science et vie*. 184: 48-55.

OUVRAGE COLLECTIF (1980) *La multiplication végétative des plantes supérieures*. Gauthier - Villars.

PÉLIARD, V. ET BARIAUD-FONTANEL, A. (1987) La culture des cellules végétales. *La Recherche*. 188: 602-710.

la tige

La tige est généralement un *axe aérien prolongeant la racine* et portant des expansions latérales, les **feuilles**. Sa croissance s'effectuant dans le sens opposé à l'attraction terrestre, son *géotropisme est négatif*. Il existe cependant des *tiges souterraines*.

Contrairement au caractère homogène de la racine, la tige est un organe présentant une *grande diversité dans sa morphologie externe*.

Les tiges se distinguent principalement des racines par leurs **noeuds** (points d'insertion des feuilles) et leurs **entre-noeuds** ainsi que par l'*absence de coiffe terminale protectrice*.

La tige est également caractérisée par une *structure anatomique bien définie* qui sera étudiée au chapitre 22.

3.1 Les tiges aériennes

Les tiges aériennes sont le plus souvent constituées d'un axe dressé portant un **bourgeon terminal** dont l'*apex* assure la formation continue des nouveaux éléments constituant la tige.

La jonction de la tige avec la racine s'effectue par le **collet**, région parfois difficilement localisable.

La tige porte des feuilles qui s'insèrent au niveau de **noeuds** plus ou moins renflés, séparés par des *entre-noeuds*.

La tige peut être simple ou ramifiée; les **rameaux** se développent à partir des **bourgeons axillaires** situés à l'aisselle des feuilles, ceux-ci présentant la même organisation que le bourgeon terminal.

La hauteur des tiges varie de quelques centimètres à plusieurs mètres; leur diamètre d'un millimètre à peine à un mètre et plus.

Les **tiges herbacées** sont courtes, minces et flexibles, par exemple chez les Poacées (le Blé, *Triticum*; l'Orge, *Hordeum*; le Seigle, *Secale*; etc.).

Les **tiges ligneuses**, comme celle d'un arbre, sont plus ou moins robustes.

Entre ces deux extrêmes se rencontrent tous les intermédiaires: herbes, arbustes, arbrisseaux, arbres.

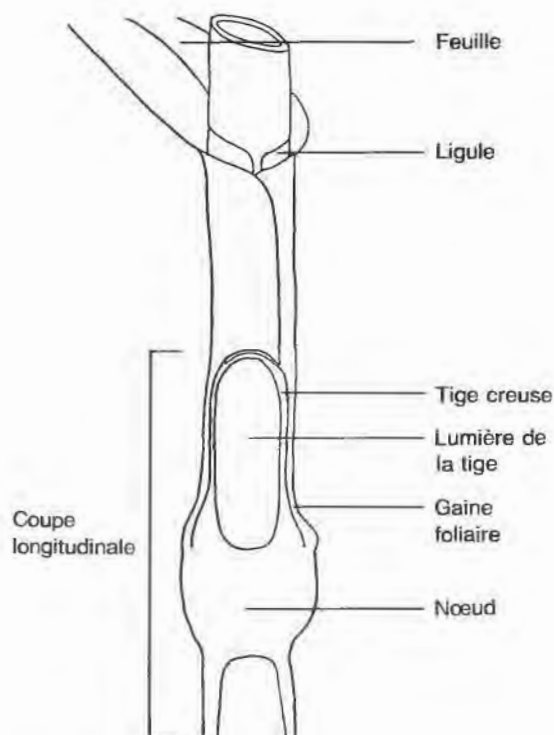


Figure 3.1
Structure du chaume et insertion de la gaine foliaire au niveau d'un nœud dans une portion de tige de Poacée coupée longitudinalement.

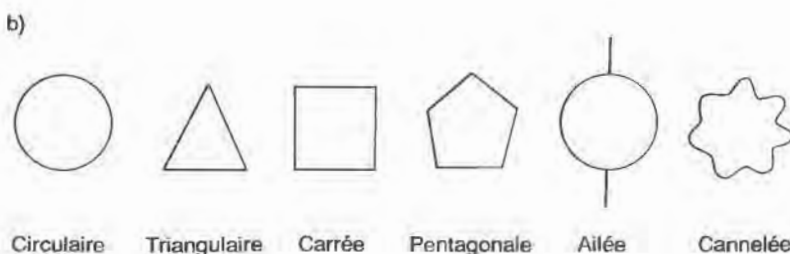
Certaines plantes ont des tiges pleines (entièrement remplies de tissus); d'autres possèdent des tiges creuses ou **fistuleuses** à la suite de la résorption de la région centrale comme chez la plupart des Poacées et chez les Apiacées.

Les tiges creuses sont appelées **chaume** lorsque leur lumière (partie centrale creuse) est obturée aux nœuds. C'est le cas des Poacées (figure 3.1).

Les tiges sont généralement circulaires; leur section peut cependant être parfois triangulaire (Cypéracées), quadrangulaire (Lamiacées) ou pentagonale (Cucurbitacées) (figure 3.2). Leur contour peut être régulier ou présenter un relief plus ou moins prononcé comme chez les Apiacées qui ont des **tiges cannelées** (le Carvi, *Carum carvi*; la Carotte, *Daucus carota*; etc.) et chez certaines Fabacées (le Genêt, *Genista*; la Gesse, *Lathyrus*) qui ont des **tiges ailées** (figure 3.2).

Chez plusieurs espèces, comme certains Pissenlits (*Taraxacum*), à côté de tiges normales, on peut trouver des tiges aplaties ressemblant à un ensemble de tiges coalescentes soudées l'une à l'autre. Ces **fasciations** peuvent être soit de simples phénomènes tératologiques ou anomalies de croissance soit provenir de certaines maladies biogènes ou encore de l'action d'herbicides. De toute façon, elles paraissent reliées à une modification de l'équilibre hormonal de la plante.

La surface des tiges de nombreuses plantes ligneuses est souvent parsemée de **lenticelles**, protubérances de forme et de couleur variables dont le contour peut changer au cours de la croissance (figure 3.3).



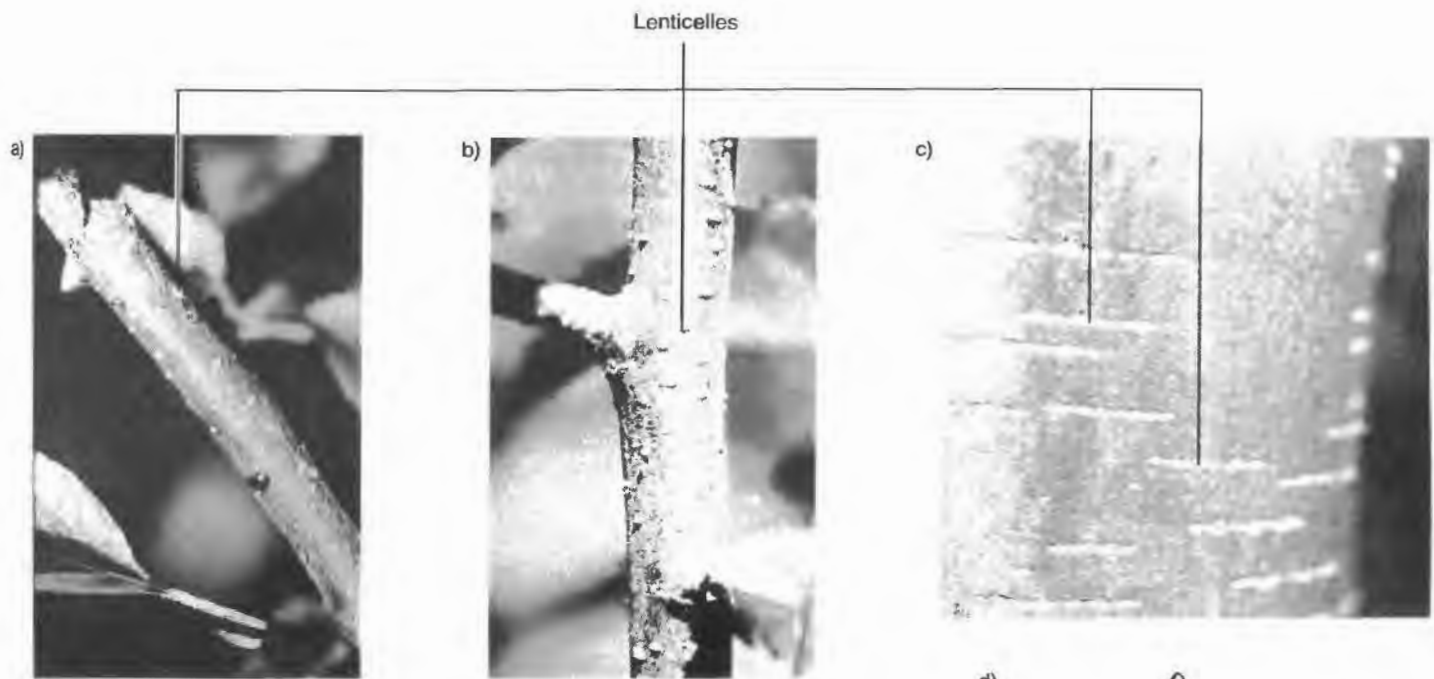
3.2 Les bourgeons

L'*origine* et la *position* de bourgeons permettent de distinguer les **bourgeons axillaires** et les **bourgeons adventifs**.

Les bourgeons axillaires sont *toujours* formés à l'*aisselle* de feuilles, ce qui entraîne une relation entre la position des feuilles sur la tige et la ramification de cette dernière.

En général, chaque feuille ne sous-tend qu'un seul bourgeon. Chez certaines plantes cependant, il se forme, à l'aisselle de chaque feuille, deux ou trois bourgeons superposés ou disposés côte à côte selon les cas. La Salicaire (*Lythrum salicaria*) figure parmi ces exceptions avec deux bourgeons superposés par aisselle.

Figure 3.2
(a) Tiges ailées de Statice; (b) coupes transversales de différents types de tiges.



Les bourgeons adventifs se forment ailleurs qu'à l'aisselle des feuilles, soit :

- autour de cicatrices;
- sur des feuilles chez Bryophyllum (*Kalanchoe*, figure 2.11);
- sur des racines où ce type particulier de bourgeon, appelé **drageon**, se rencontre notamment chez le Peuplier (*Populus*), le Framboisier (*Rubus idaeus*) et l'Oseille (*Rumex*) (figure 3.4);
- dans des cultures de tissus végétaux.

Selon leur *conformation* et leur *état*, on distingue les **bourgeons en activité** (figure 3.5) et les **bourgeons dormants**.

Une fois formé, le bourgeon des plantes ligneuses et de certaines plantes herbacées vivaces connaît souvent un arrêt de son développement et entre en **dormance**, habituellement pour la durée d'un hiver. Certains bourgeons ne se développeront cependant qu'après une longue période de repos, parfois de plusieurs années, ou n'entreront en activité qu'après la disparition du bourgeon apical (certaines Monocotylédones, comme le Dieffenbachia et l'Aglaonéma). Les ébauches foliaires situées à la base des **bourgeons hivernants** ou en dormance (figure 3.6) se différencient en **écailles brunâtres**, dures, étroitement appliquées les unes contre les autres et recouvertes de résine ou de poils. Ces écailles, imperméables et résistantes, enveloppent et protègent efficacement toute la partie centrale du bourgeon. Dans quelques cas, les écailles protectrices manquent et le **bourgeon est nu** (certaines Viornes: *Viburnum alnifolium* et *V. lantana*; le Chou de Bruxelles, *Brassica oleracea* cv *Gemmifera* mais, dans ce cas, les bourgeons sont hypertrophiés).

Figure 3.3
(a), (b) et (c) Variation de la forme des lenticelles sur trois branches de Pommier d'âge différent, (d) schéma de cette transformation.

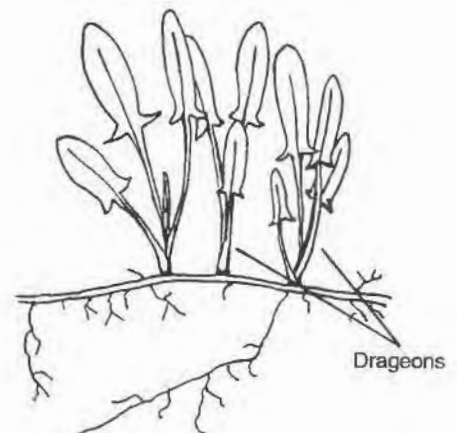


Figure 3.4
Drageons de Petite oseille.

L'hiver, en l'absence des feuilles et des fleurs, les caractères des bourgeons hivernants permettent d'identifier de nombreuses plantes ligneuses (figure 3.6).

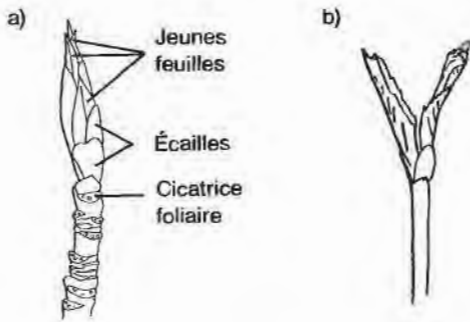


Figure 3.5
(a) Bourgeon de Peuplier déboussant au printemps; (b) bourgeon d'Aulne en activité.

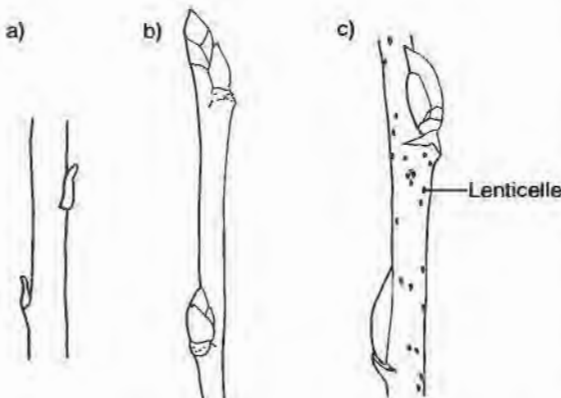


Figure 3.6
Bourgeons hivernants: (a) de Saule rigide, (b) d'Aulne, (c) de Peuplier beaumier.

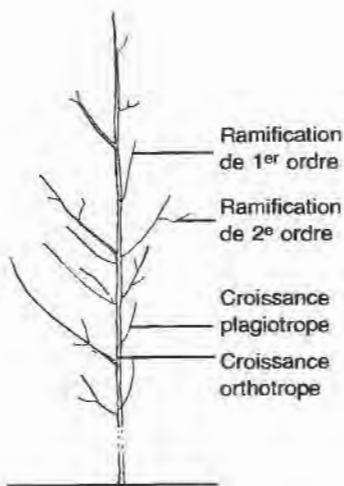


Figure 3.7
Ramifications de 1er et de 2e ordre sur la tige et sens de la croissance.

Le produit des bourgeons permet de distinguer des **bourgeons à feuilles** et des **bourgeons à fleurs**. Les premiers produisent des rameaux feuillés et les seconds évoluent en rameaux florifères. Les bourgeons à feuilles sont généralement plus petits et plus effilés, les bourgeons à fleurs, plus gros et plus renflés, comme chez le Lilas (*Syringa vulgaris*) et le Poirier (*Pyrus*).

Le rôle des bourgeons à feuilles est:

- d'assurer la croissance de la tige en longueur,
- de produire des feuilles par l'accroissement d'ébauches foliaires,
- de produire des bourgeons à l'aisselle des feuilles,
- d'assurer la ramification de la plante.

Dans les régions tempérées, certains bourgeons hivernants entrent en activité au printemps. Ils se gonflent d'abord et un faible étirement de l'axe entraîne ensuite l'écartement des écailles (figure 3.5) qui tombent rapidement. Dans le cas des bourgeons à fleurs, il se peut qu'aucun organe végétatif nouveau ne vienne prolonger l'axe.

Vers le milieu ou la fin de l'été, la croissance cesse et les bourgeons se différencient progressivement en bourgeons hivernants.

L'automne et l'hiver constituent une période de repos pour la plante.

Chez les plantes ligneuses, la tige et les rameaux s'accroissent annuellement à partir du bourgeon terminal. Les cicatrices laissées par la chute des écailles des bourgeons hivernants permettent d'identifier chez ces plantes les portions de tige formées chaque année et d'évaluer l'âge de chaque rameau.

Toute tige, tout rameau provient du développement d'un bourgeon et le premier bourgeon de la plante est en fait la plumule de l'embryon.

3.3 La ramification

La tige peut porter des ramifications de 1^{er}, 2^e et 3^e... ordre (figure 3.7): ce sont les **rameaux** qui se forment à partir de **bourgeons axillaires**.

Les tiges se ramifient selon deux modes principaux

a) La ramification en **grappe** ou **monopodiale** (figure 3.8) est caractérisée par:

- la **croissance indéfinie du bourgeon principal**,
- le développement des bourgeons dans l'ordre de leur apparition, c'est-à-dire de la base au sommet, d'où le port pyramidal de nombreuses Gymnospermes.

b) La ramification en **cyme** ou **sympodiale** est due à la **disparition du bourgeon principal** par avortement, épuisement, formation de vrille, de fleur ou d'inflorescence. Un bourgeon latéral produira ensuite un rameau qui se placera dans le prolongement de l'axe initial.

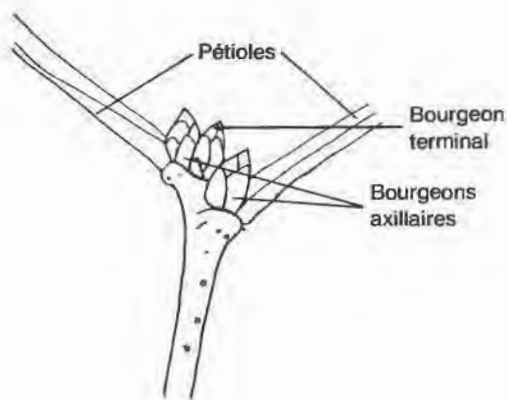


Figure 3.8
Ramification en grappe ou monopodiale chez le Cerisier; le bourgeon terminal qui persiste permettra l'allongement du rameau au printemps suivant.

Des **cymes unipares** sont produites chez des plantes à feuilles alternes comme le Saule (*Salix*, figure 3.9), le Tilleul (*Tilia*) et le Noisetier (*Corylus*). Chez les plantes à feuilles opposées, se formeront des **cymes bipares**; le Lilas (*Syringa vulgaris*) en est un exemple (figure 3.10).

Le port peut être modifié artificiellement par une taille, notamment chez les arbres fruitiers cultivés en espaliers, les saules têtards et les bonsaï. Le recépage provenant de la coupe des tiges au ras du sol produit des taillis. L'objectif d'une taille peut être, par exemple, de favoriser la production fruitière ou d'améliorer l'esthétique d'un arbre.

Souvent planté le long de palissades ou d'un mur bien exposé, l'**arbre en espalier** est taillé de manière à se développer presque en deux dimensions. Cette taille est souvent appliquée à des arbres fruitiers dans certaines régions limitées de leur aire de culture, pour gagner de l'espace ou pour réduire l'ombre que produirait un arbre au port normal.

Les **saules têtards** sont des arbres écimés au tronc massif, surmonté d'un grand nombre de rameaux coupés de façon répétée qui produisent de nombreux bourgeons adventifs. Ces arbres sont plantés le long de prairies humides pour favoriser le drainage. Les branches qui proviennent de la taille ont des usages multiples basés sur les qualités de souplesse et de résistance du bois de saule. Assemblées en fagots, elles sont notamment utilisées dans la consolidation des berges ou des digues ou encore dans la lutte contre l'érosion éolienne.

Les **bonsaï** ne sont pas des arbres nains mais le résultat d'un art ancestral japonais qui parvient, par une taille minutieuse, à miniaturiser un arbre tout en lui faisant acquiescer les caractéristiques d'un arbre âgé.

La **ramification dichotome**, caractérisée par une bipartition du sommet végétatif, est extrêmement rare chez les Spermatophytes. Elle est au contraire normale chez de nombreuses Cryptogames.

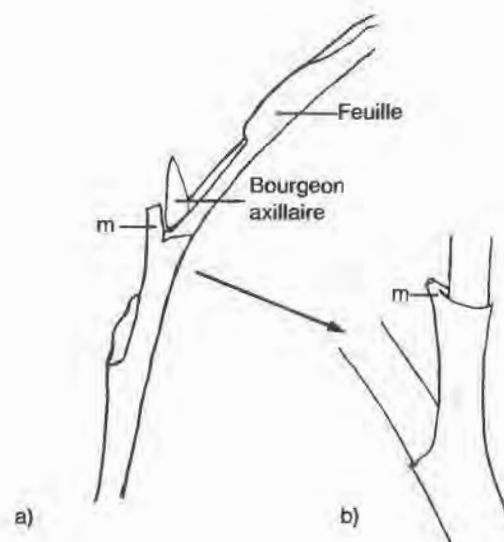


Figure 3.9
Cyme unipare chez le Saule rigide: (a) le bourgeon axillaire supérieur hiverne et prendra la relève du bourgeon terminal mort dont l'axe (m) persiste à côté de ce bourgeon axillaire; (b) la même extrémité de tige, au cours de l'été suivant: le bourgeon axillaire supérieur a produit un rameau à la base duquel se retrouve l'axe (m) du bourgeon mort l'année précédente.

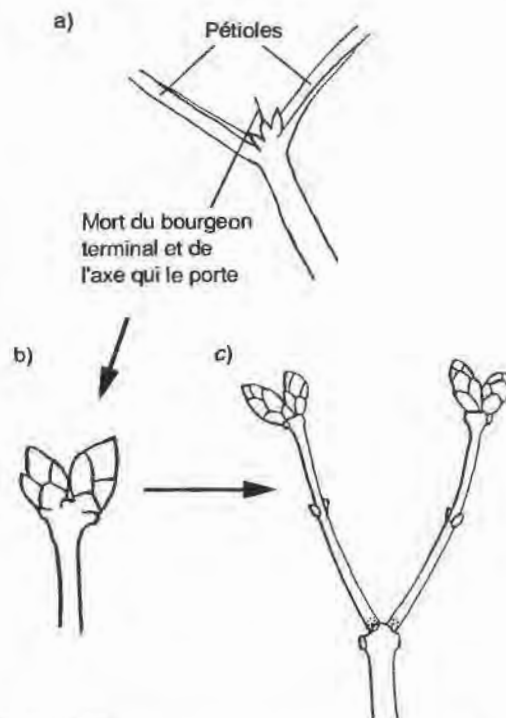


Figure 3.10
Développement d'une cyme bipare de Lilas: (a) le bourgeon terminal épuisé est mort, (b) le même rameau après la chute des feuilles et (c), un an plus tard, les deux bourgeons axillaires ont produit un rameau dont le bourgeon terminal est mort à son tour.

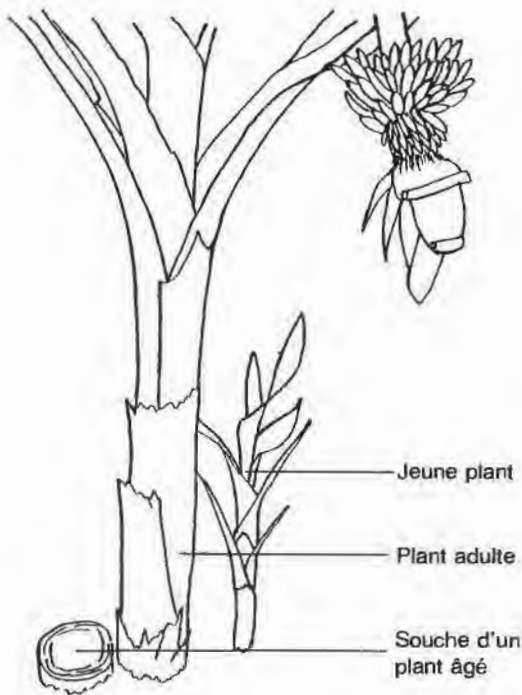


Figure 3.11
"Plants" de Bananier d'âges différents croissant à partir d'un même rhizome souterrain.

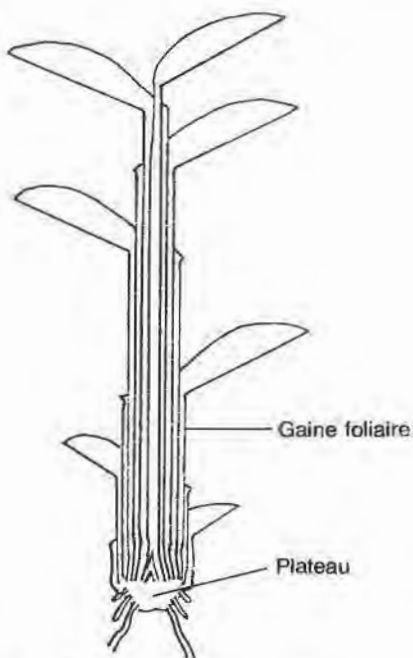


Figure 3.12
Schéma d'une coupe longitudinale dans un plant de Vêrâtre.

3.4 Adaptations biologiques et écologiques des tiges

Port des plantes

D'après leur port, on distingue les plantes dressées, les plantes rampantes et les plantes grimpantes.

Les plantes dressées

La tige principale des plantes dressées est plus ou moins verticale (**croissance orthotrope**) et ses rameaux sont obliques (**croissance plagiotrope**) (figure 3.7).

Les *plantes herbacées* sont habituellement de taille petite ou moyenne et possèdent peu de tissus de soutien.

Chez le Bananier (*Musa*) (figure 3.11), un "tronc" couronné de très grandes feuilles est *simulé* par l'emboîtement des gaines foliaires les unes dans les autres; ces feuilles se développent à partir des bourgeons portés par un **rhizome** qui est une tige souterraine (voir plus loin). Chez *Veratrum viride* (le Vêrâtre ou Tabac du diable), les feuilles sont insérées sur un axe très réduit appelé **plateau** et leurs gaines emboîtées simulent une tige (figure 3.12).

Les *plantes ligneuses* possèdent des tiges dures pérennantes. Elles regroupent les arbres, les arbustes et les arbrisseaux.

Les **arbres**, c'est-à-dire la plupart des Gymnospermes et de nombreuses Dicotylédones, sont des végétaux possédant un tronc qui ne se ramifie qu'à partir d'une certaine hauteur, les premiers rameaux formés étant les **branches** (figure 3.7). Leur taille oscille de 6 à 10 mètres jusqu'à une centaine de mètres chez l'Eucalyptus et les Séquoias.

La définition de arbustes et des arbrisseaux est moins précise. Pour certains auteurs, les **arbustes** sont de petits arbres; ils en ont le port mais leur hauteur ne dépasse pas 6 à 10 mètres. Pour d'autres, ils se ramifient dès la base, à l'instar des **arbrisseaux** plus petits et dont la taille ne dépasse pas 2 mètres comme les Groseillers (*Ribes*). Les végétaux qui se ramifient dès la base appartiennent au type **buisson** (figure 3.13).

Les **sous-arbrisseaux** ou **plantes suffrutescentes** sont des plantes buissonnantes possédant des tiges ligneuses à leur base mais dont la partie supérieure reste herbacée et meurt chaque année comme chez la Linnée (*Linnaea borealis*), le Pain de perdrix (*Mitchella repens*) (figure 10.3), le Thym vulgaire (*Thymus vulgaris*) et la Sauge officinale (*Salvia officinalis*). Leur hauteur maximale se situe aux environs d'un mètre.



Figure 3.13
Ramifications de type buisson chez le Cotonéaster.

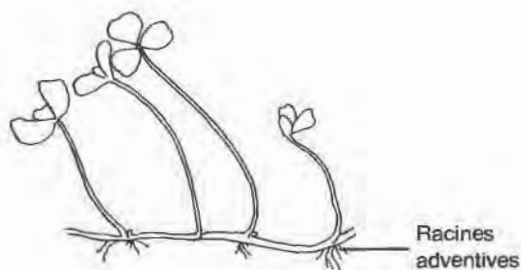


Figure 3.14
Tige rampante de Trèfle blanc.

Les plantes rampantes

Les tiges des *plantes rampantes* sont couchées sur le sol comme celle du Lierre terrestre (*Glechoma hederacea*) et du Trèfle rampant ou Trèfle blanc (*Trifolium repens*). Leur croissance est **diagéotrope** (figure 3.14).

Les **stolons** sont des *rameaux rampants et à entre-nœuds très longs* produits par des plantes acaules ou à tige principale dressée; ils s'enracinent à certains nœuds et produisent de nouveaux individus qui deviennent plus tard indépendants de la plante mère et contribuent à la multiplication végétative de l'espèce: par exemple, le Fraisier (*Fragaria*) (figure 3.15), la Violette (*Viola*), la Potentille anserine (*Potentilla anserina*), la Piloselle (*Hieracium pilosella*), etc. Les tiges **couchées-ascendantes** de certaines plantes, des Renoncules (*Ranunculus*) et certaines Véroniques (*Veronica*) notamment, produisent régulièrement des racines latérales au niveau de leurs nœuds inférieurs; elles sont **radicantes**.

Les tiges **couchées-ascendantes** sont d'abord étalées sur le sol comme les plantes rampantes mais elles se redressent à une certaine distance de leur base.

Les plantes grimpantes et les plantes volubiles

Les **lianes** sont des plantes à *tige souple, grimpantes ou volubiles*. Les premières se fixent au support par des **racines adventives**, comme les crampons du Lierre (*Hedera helix*) (figure 2.14), ou par des rameaux modifiés pourvus d'**ampoules adhésives**, comme chez la Vigne-vierge (*Ampelopsis*) (figure 3.16), ou par des **vrilles**. Ces organes qui assurent exclusivement la fixation sont d'*origine caulinaire* chez la Vigne (*Vitis vinifera*) (figure 3.17) ou *foliaire* chez la Gesse (*Lathyrus*), la Vesce ou le Jargeau (*Vicia cracca*) (figure 3.18).

Caulinaire se dit d'un organe provenant de la tige ou d'un rameau ou qui en est une adaptation.

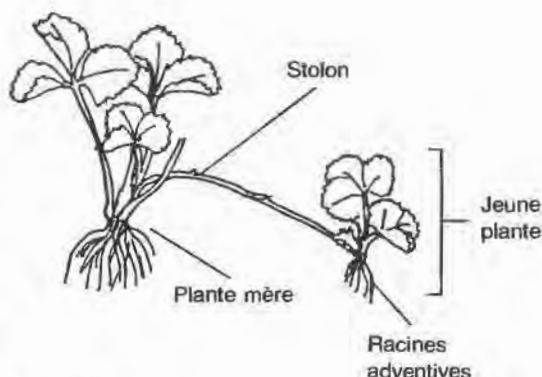


Figure 3.15
Stolon de Fraisier.

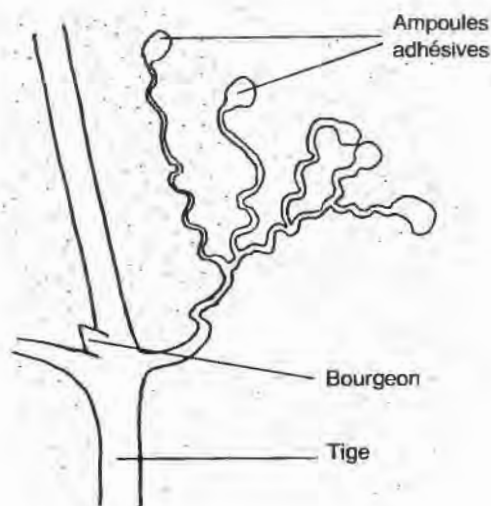


Figure 3.16
Ampoules adhésives de Vigne-vierge.

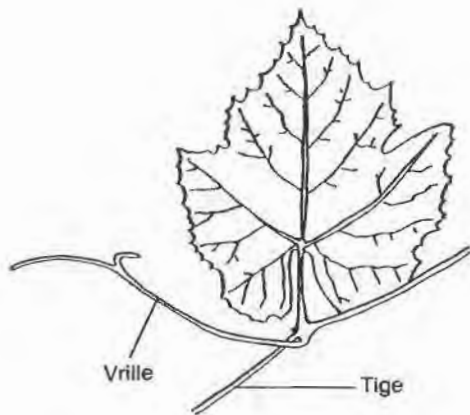


Figure 3.17
Vrille d'origine caulinaire de Vigne.

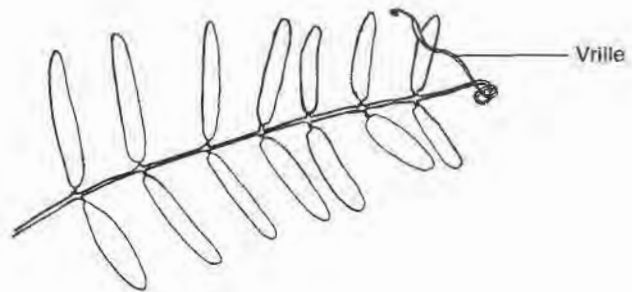


Figure 3.18
Vrille foliaire chez la Vesce.

Les lianes peuvent également *s'enrouler autour d'un support*. Le sens d'enroulement est constant pour une espèce donnée. La plupart des plantes volubiles, dont le Liseron des haies (*Convolvulus sepium*), s'enroulent vers la droite (figure 3.19). Quelques espèces, comme le Liseron des champs (*Convolvulus arvensis*) et le Houblon (*Humulus lupulus*), s'enroulent vers la gauche. Certaines plantes, comme la Morelle douce-amère (*Solanum dulcamara*), pourraient s'enrouler indifféremment vers la gauche ou vers la droite.

Adaptations biologiques

Les **plantes acaules** ne présentent, durant une partie importante de leur vie, qu'une **rosette de feuilles**, les entre-noeuds étant très courts (le Pissenlit, *Taraxacum officinale*; la Piloselle, *Hieracium pilosella*, etc.) (figure 3.20). Cette situation est fréquemment observée pendant la première année chez les **plantes bisannuelles** (la Carotte, *Daucus carota* ; l'Onagre, *Oenothera*; la Molène, *Verbascum thapsus*, etc.). Au début de la seconde année, apparaît une tige florifère à entre-noeuds normaux.

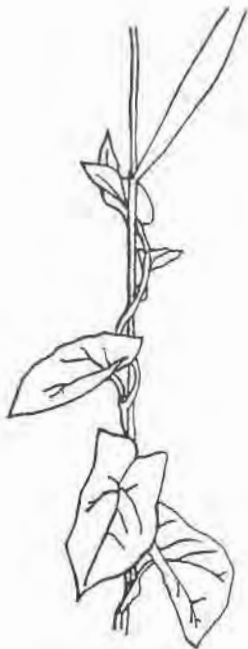


Figure 3.19
Tige volubile de Liseron des haies enroulée vers la droite autour d'une Poacée.

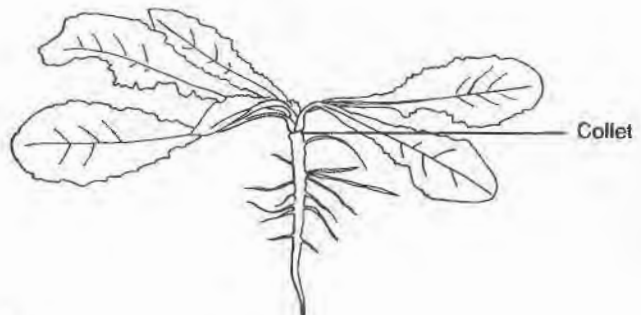
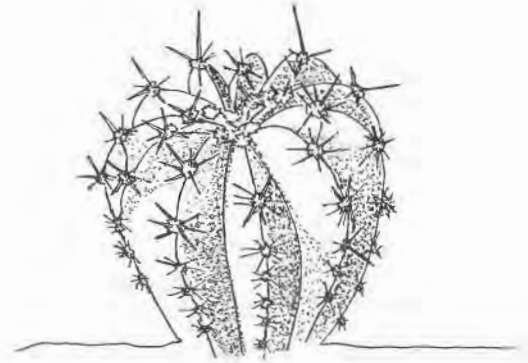


Figure 3.20
Rosette de feuilles de Pissenlit.



Les **tiges charnues** s'épaississent et accumulent d'importantes quantités d'eau. Elles sont souvent renflées et chlorophylliennes, et leurs feuilles sont fréquemment réduites à des **épines** (figure 3.21).

Figure 3.21
Tiges charnues de Cactacées.

Ces **plantes grasses** ou **succulentes**, c'est-à-dire dont la tige ou les feuilles sont charnues, se rencontrent dans une quinzaine de familles (Cactacées, Aizoacées, Crassulacées, Euphorbiacées, Vitacées ou Ampélidacées, Apocynacées, Astéracées, Liliacées, etc.); elles vivent dans les régions chaudes et sèches.

Les **cladodes** ou **phylloclades** sont des *rameaux transformés et à croissance limitée*. Ils sont aplatis et prennent l'allure de feuilles dans le genre *Asparagus* (l'Asperge) (figure 3.22) et dans le genre *Ruscus* (le Fragon, le Petit houx) (figure 3.23). Dans le premier cas, leur insertion à l'aisselle de feuilles souvent plus ou moins réduites et écailleuses et la formation de fleurs, dans le second cas, permettent de les distinguer des feuilles authentiques. Il s'agit d'une *adaptation très poussée aux fonctions d'assimilation chlorophyllienne*.

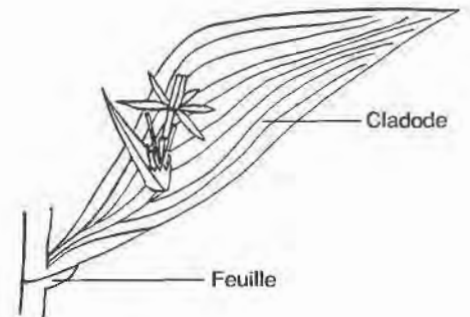


Figure 3.23
Cladode de Fragon inséré à l'aisselle d'une feuille écailleuse.

Certains rameaux peuvent se transformer en **épines**. Cette adaptation se rencontre notamment dans les genres *Ulex* (l'Ajonc), *Crataegus* (l'Aubépine) et certains *Citrus* (figure 3.24) comme le Pamplemoussier.

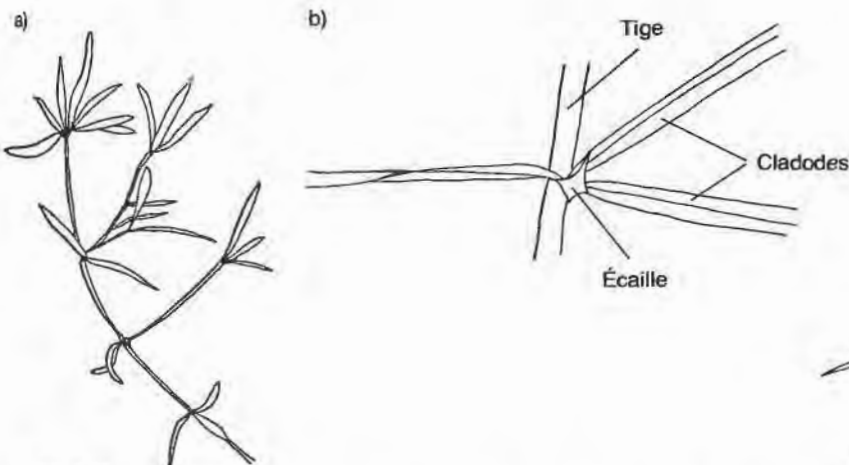


Figure 3.22
Cladodes d'Asperge: (a) aspect général d'un rameau, (b) détail de l'insertion des cladodes à l'aisselle d'une écaille.

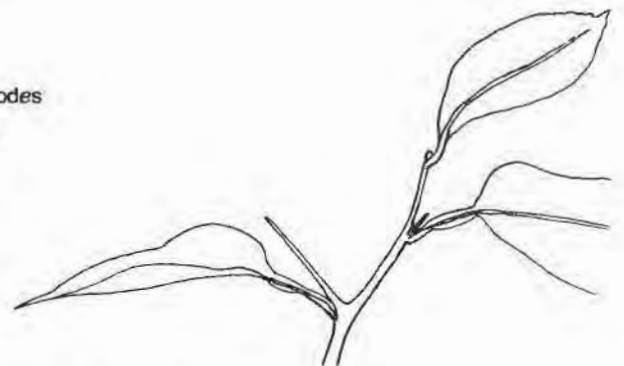


Figure 3.24
Épine de nature caulinaire de Pamplemoussier.

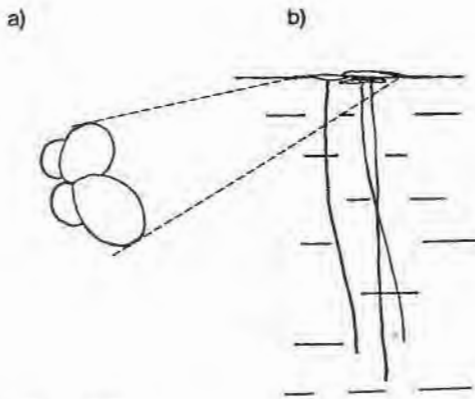


Figure 3.25
Frondes de Lentille d'eau flottant sur l'eau, vues (a) de face et (b) latéralement.

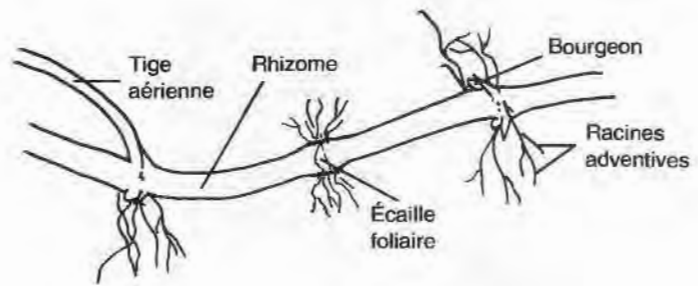


Figure 3.26
Rhizome de Menthe.

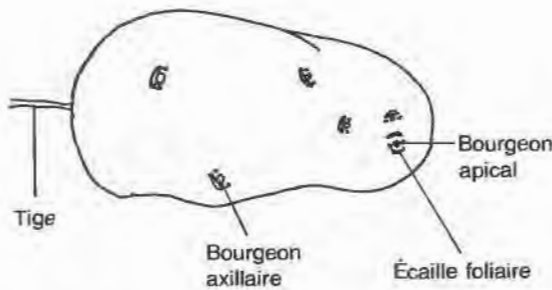


Figure 3.27
Tubercule de Pomme de terre.

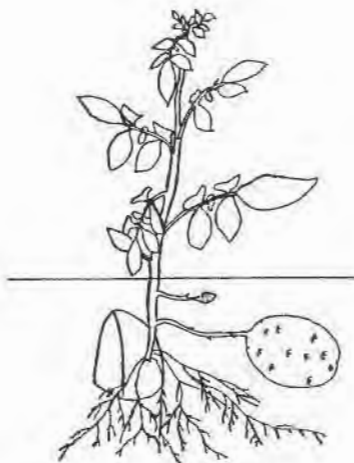


Figure 3.28
Plant de Pomme de terre avec jeunes tubercules de nature caulinare.

Les Lemnacées, petite famille de minuscules Spermatophytes aquatiques, présentent une adaptation très poussée à la flottaison. L'appareil végétatif de ces végétaux, parfois dépourvus de racines, consiste en une formation généralement lenticulaire, appelée **fronde** ou "**thalle**" (figure 3.25), flottant librement à la surface des eaux calmes ou entre deux eaux. Ces plantes, appelées Lentilles d'eau, ne portent pas de feuilles différenciées et fleurissent rarement; toutefois, elles sont dotées d'un remarquable pouvoir de bourgeonnement qui explique leur grande abondance dans certains milieux aquatiques.

Les tiges souterraines

Ces tiges se distinguent des racines par la présence de noeuds et par leur *structure anatomique*. Ces organes *accumulent des réserves* qui seront utilisées lors de l'émission de tiges aériennes, l'année suivante. On distingue les rhizomes, les tubercules, les cornes, les bulbes et les bulbilles.

Les **rhizomes** portent des *écailles ou feuilles rudimentaires*, des *bourgeons* et des *racines adventives* (figure 3.26). Ils se rencontrent fréquemment chez les Monocotylédones (le Muguet, *Convallaria*; *Iris*) et plus rarement chez les Dicotylédones (la Menthe, *Mentha*). Les tiges souterraines se développent à une profondeur optimale pour chaque espèce. Leurs bourgeons produisent des rameaux aériens; ceux-ci peuvent être très robustes comme chez le Bananier (*Musa*, figure 3.11).

Les **tubercules** sont des portions d'organe hypertrophiées qui accumulent des matières de réserves. Chez la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*, figures 3.27 et 3.28), les tubercules sont des portions de tiges ou de rameaux accumulant de l'amidon; ils portent des bourgeons (yeux) à l'aisselle des écailles. Certaines adaptations de la racine étant désignées par le même terme, c'est l'examen de la *morphologie externe* (bourgeon, feuilles) et de l'*anatomie* qui permet de distinguer la *nature racinaire* ou *caulinare* d'un tubercule.

Les **bulbes** sont de deux types: les bulbes solides et les bulbes feuillés.

Les **cornes** ou **bulbes solides** (figure 3.29), comme ceux du *Crocus* et du Glaïeul (*Gladiolus*), sont formés d'un axe tubérisé surmonté d'un bourgeon apical qui donnera les tiges aériennes florifères. Ils sont entourés des restes fibreux de la base des feuilles.

Les **bulbes feuillés** portent des feuilles très développées, différentes des feuilles aériennes et qui accumulent des matières de réserve. Chez le Lis (*Lilium*), le bulbe est **écailleux**. Les feuilles y sont imbriquées, se recouvrant partiellement et formant une **enveloppe incomplète**: dont l'emboîtement est lâche (figure 3.30).

Dans le bulbe d'Oignon (*Allium cepa*) ou de Tulipe (*Tulipa*), où les feuilles forment une **enveloppe complète** (figure 3.31), le bulbe est **tuniqué**. Les feuilles y sont insérées sur une tige très courte, le **plateau** (figure 3.31, b), qui s'allongera et produira une tige aérienne lors de la floraison.

Dans le cas de l'Oignon (*Allium cepa*), une plante bisannuelle, le bulbe accumule dans ses écailles, au cours de la première année, les réserves nécessaires à la floraison qui aura lieu la deuxième année. Ensuite, le bulbe épuisé meurt. Chez certaines plantes vivaces comme la Tulipe (*Tulipa*), un nouveau bulbe se forme chaque année à partir d'un bourgeon axillaire. Chez le Lis (*Lilium*), le plateau persiste d'année en année. La croissance de ces plantes bulbeuses vivaces est sympodiale.

Comparables aux bulbes par leur structure, les **bulbilles** se forment à l'aisselle des feuilles. Chez l'Ail cultivé (*Allium sativum*, figure 3.32),

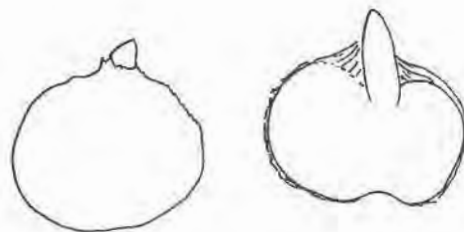


Figure 3.29
Bulbe solide de *Crocus* et section longitudinale du corne.



Figure 3.30
Bulbe écailleux de *Lis*.

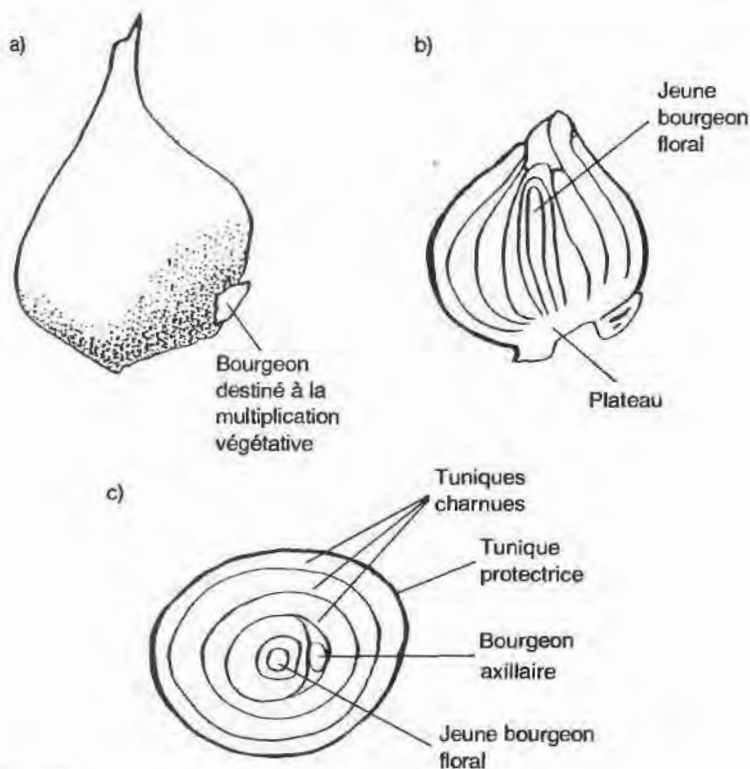


Figure 3.31
Bulbe tuniqué de *Tulipe*: (a) vue d'ensemble, (b) coupe longitudinale d'un bulbe au repos et (c) coupe transversale.

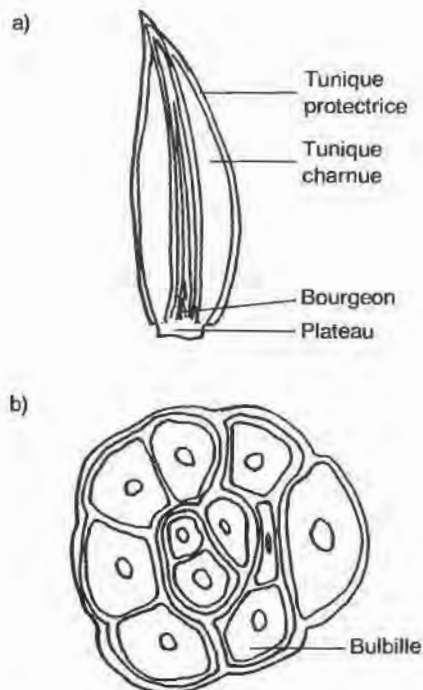


Figure 3.32
Bulbilles d'Ail: (a) coupe longitudinale d'une bulbille, (b) disposition des bulbilles dans un bulbe vu en coupe transversale.

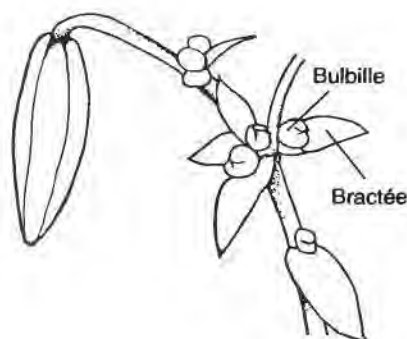


Figure 3.33
Bulbilles de Lis formées dans l'inflorescence.

elles sont connues sous le nom de **caïeux** (ou "gousses" en terme culinaire). Dans d'autres cas, elles apparaissent sur les parties aériennes. Chez la Dentaire à bulbilles (*Dentaria* ou *Cardamine bulbifera*) et chez la Ficaire fausse-renoncule (*Ranunculus ficaria*), les bulbilles se forment à l'aisselle des feuilles aériennes. Parfois, elles apparaissent dans l'inflorescence, comme chez le Pâturin bulbeux (*Poa annua* var. *vivipara*), la Renouée vivipare (*Polygonum viviparum*) ainsi que chez certaines espèces des genres *Lilium* (figure 3.33) et *Allium*. Ces bulbilles constituent un **type particulier de bourgeons axillaires**. Capables de se développer en un nouvel individu, elles contribuent à la **multiplication végétative** des espèces qui en possèdent.

guide d'étude

Définir ou décrire

géotropisme négatif
noeud
entre-noeud

- 3.1 tige aérienne
bourgeon terminal
collet
rameau
bourgeon axillaire
tige herbacée
tige ligneuse
tige creuse ou fistuleuse
chaume
tige cannelée
tige ailée
fasciation
lenticelle
- 3.2 bourgeon axillaire
bourgeon adventif

drageon
bourgeon en activité
bourgeon dormant
dormance
bourgeon hivernant
bourgeon nu
bourgeon à feuilles
bourgeon à fleurs

- 3.3 rameau
ramification en grappe ou monopodiale
ramification en cyme ou sympodiale
cyme unipare
cyme bipare

- 3.4 plante dressée
croissance orthotrope
croissance plagiotrope
plante herbacée
rhizome
plateau
plante ligneuse
arbre
branche
arbrisseau ou arbuste
type buisson
sous-arbrisseau ou plante suffrutescente
plante rampante
croissance diagéotrope
stolon
tige couchée-ascendante
tige radicante
plante grimpante
plante volubile
liane
ampoule adhésive
vrille
plante acaule
rosette de feuilles
plante bisannuelle
tige charnue
épine
succulente ou plante grasse
cladode ou phylloclade
fronde ou thalle
rhizome
tubercule
bulbe
bulbe solide ou corme
bulbe feuillé
bulbe tunique
bulbe écailleux
plateau
bulbille
caïeu

Quelques questions

Quel est le rôle de la tige?

Quelles différences y a-t-il entre la tige et la racine?

Quel est le rôle des bourgeons?

Dresser la liste des différents types de bourgeons et indiquer ce qui les distingue.

Par quels signes se reconnaît la reprise d'activité des bourgeons hivernants au printemps?

Quel est l'âge de la partie la plus ancienne du rameau de la figure 3.34?

Comment une liane peut-elle s'attacher à son support?

Quelle différence y a-t-il entre les plantes herbacées et les plantes suffrutescentes?

Comment peut-on reconnaître des cladodes?

Comment distinguer les rhizomes des racines?

Dresser sur deux colonnes un tableau illustrant tous les caractères caulinaires propres aux Monocotylédones et aux Dicotylédones.

Dresser un tableau des similitudes et des différences entre les tubercules, les bulbes et les cormes.

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

La tige a un géotropisme négatif.

La tige est un axe aérien portant des feuilles.

Les tiges sont constituées d'une succession de noeuds et d'entre-noeuds.

Les feuilles sont insérées aux entre-noeuds des tiges.

Les rameaux se développent normalement à partir de bourgeons axillaires.

Les tiges herbacées sont riches en tissus de soutien.

Les tiges sont toujours circulaires.

Les tiges sont toujours pleines.

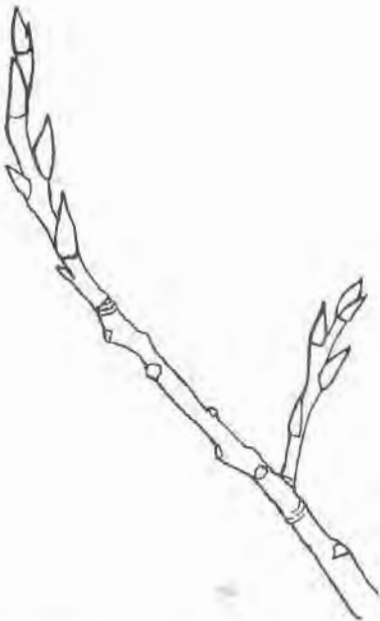


Figure 3.34
Rameau prélevé à la fin de l'hiver.

Des bourgeons adventifs peuvent se former sur des racines.

Sitôt formés, les bourgeons entrent en dormance.

La ramification de la tige et de la racine résulte de l'activité de bourgeons latéraux.

De nombreuses Gymnospermes ont une ramification monopodiale.

La ramification sympodiale produit des cymes unipares.

Les plantes bisannuelles ne possèdent jamais d'entre-nœuds allongés au cours de leur existence.

Les stolons contribuent à la multiplication végétative de certaines espèces.

Les plantes à tiges charnues ont souvent des feuilles réduites à des épines.

Toutes les plantes grasses appartiennent à la famille des Cactacées.

Toutes les Cactacées sont des plantes grasses.

Certains rameaux peuvent se transformer en épines.

Les tiges souterraines accumulent des réserves.

Les bulbilles sont un type particulier de bourgeons axillaires.

la feuille

Les feuilles sont des *expansions latérales de la tige ou des rameaux*: ce sont des **organes appendiculaires presque toujours verts**. C'est à leur niveau principalement que se produit l'*assimilation chlorophyllienne* ou photosynthèse ainsi que les *échanges gazeux avec le milieu extérieur* (respiration, transpiration).

4.1 Caractères généraux

La feuille est habituellement un organe aplati dont l'une des faces, tournée vers l'entre-nœud supérieur, est nommée face **supérieure**, **ventrale** ou **adaxiale** tandis que l'autre face, orientée vers l'entre-nœud sous-jacent, est la face **inférieure** ou **dorsale** (figure 4.1, a).

En général, la durée de vie des feuilles est plus courte que celle de la plante qui les porte. Les **plantes vivaces** ou **pérennantes** se distinguent selon que:

- leurs feuilles ne durent pas plus d'une saison estivale, il s'agit des plantes à **feuilles caduques**;
- leurs feuilles persistent de deux à cinq ans, ce sont les plantes à **feuilles persistantes**.

À sa chute, chaque feuille laisse une **cicatrice foliaire** sur la tige.

Une plante est **vivace** ou **pérennante** lorsqu'elle vit plus de deux ans.

Dans la plupart des cas, une feuille complète comprend trois parties (figure 4.1):

- la **base foliaire**, parfois dilatée en **gaine** et pouvant comporter des dépendances (**stipules**, **ligule**, **ochréa**);
- le **pétiole**, qui *ressemble* à un petit rameau;
- le **limbe**, partie fonctionnelle, généralement aplatie.

Base foliaire

Élargissement de la base du pétiole, la **gaine** *embrasse plus ou moins complètement la tige*:

- complètement chez les Poacées (figure 4.1, b) et les Cypéracées;
 - très largement chez les Apiacées (figure 4.2, a) et les Aracées comme le *Dieffenbachia* (figure 4.2, b).
- ✱ Les feuilles pourvues d'une gaine sont dites **engainantes**.
Chez les Poacées (figure 3.1), la gaine prend naissance au niveau d'un nœud; elle a la forme d'un étui fendu longitudinalement, qui en-

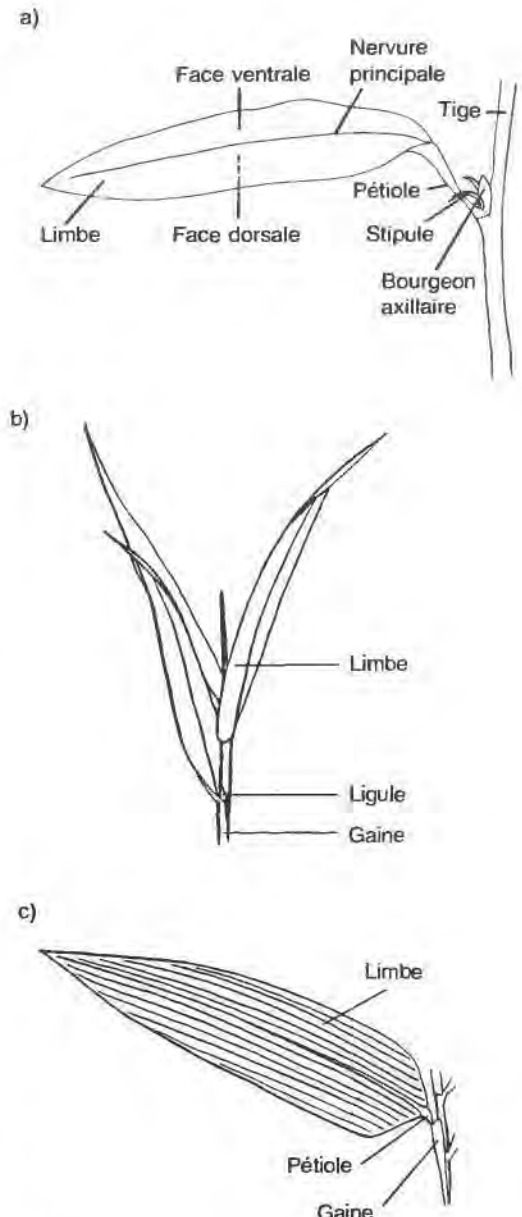


Figure 4.1
Morphologie foliaire chez (a) le Cotonéaster, une Dicotylédone, et chez deux Monocotylédones: (b) une Poacée et (c) un Bambou.

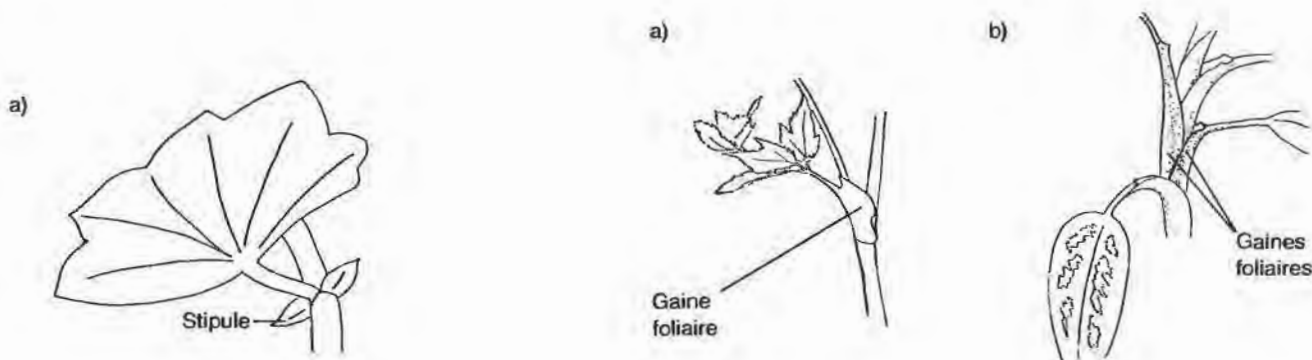


Figure 4.2

Gaine foliaire (a) de Grande berce (Apiacées), (b) de Dieffenbachia (Aracées).

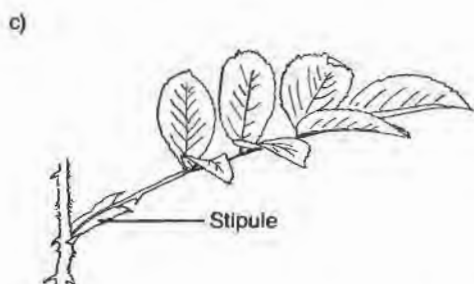
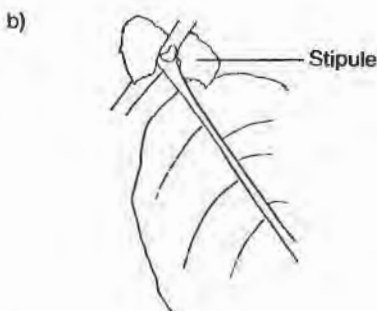


Figure 4.3

Stipules (a) de Pélargonium, (b) de Saule rigide et (c) de Rosier.

veloppe plus ou moins longuement l'entre-noeud supérieur et se prolonge par un limbe allongé. La **ligule** est une petite lame existant au point de jonction du limbe et de la gaine (figures 3.1 et 4.1, b). Dans cette famille, les feuilles sont dépourvues de pétiole typique, sauf chez les Bambous (*Bambusa*) (figure 4.1, c).

Les **stipules** sont des lames vertes foliacées disposées par paire au niveau du noeud ou à la base du pétiole mais toujours de part et d'autre de celui-ci (figure 4.3). Les feuilles de nombreuses plantes en sont dépourvues. Quand elles existent, les stipules atteignent un développement très variable.

Elles peuvent être persistantes ou caduques, notamment chez certains Saules (*Salix*). Réduites dans le genre *Viola* (la Pensée, la Violette), elles atteignent un très grand développement chez *Lathyrus aphaca* (la Gesse sans feuilles), où le limbe est transformé en vrille (figure 4.4). Dans le genre *Galium* (le Gaillet), elles prennent le même aspect que les feuilles (figure 4.5). Dans d'autres cas, par exemple chez *Robinia pseudo-acacia* (le Robinier faux-acacia) (figure 4.6) et *Euphorbia splendens* (la Couronne d'épines), elles se transforment en épines.

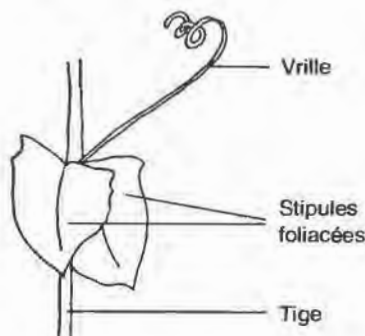


Figure 4.4

Stipules foliacées de la Gesse sans feuilles.

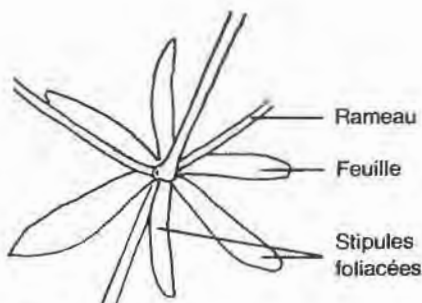


Figure 4.5

Stipules foliacées de Gaillet, reconnaissables des vraies feuilles par l'absence de bourgeon ou de rameau à leur aisselle.

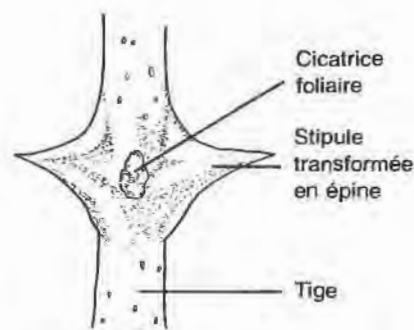


Figure 4.6

Stipules transformées en épines chez le Robinier faux-acacia.

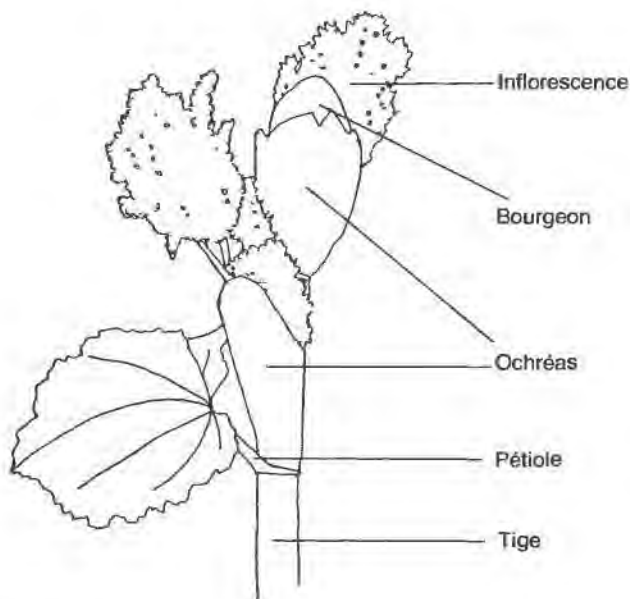


Figure 4.7
Ochréa chez la Rhubarbe.

Les **ligules** sont des lames membraneuses plus ou moins développées, dressées au sommet de la gaine et appliquées contre la tige (figures 3.1 et 4.2,b). Elles sont fréquentes chez les Monocotylédones (Poacées, Potamogetonacées).

Comparable à la ligule, l'**ochréa** est une sorte d'étui membraneux qui enveloppe le bourgeon terminal. Perforé par celui-ci durant sa croissance, il persiste déchiré à la base des entre-nœuds (figure 4.7). Caractéristique de la famille des Polygonacées (*Polygonum*, la Renouée; *Rheum raphaniticum*, la Rhubarbe, etc.), l'ochréa se rencontre également dans quelques familles de Monocotylédones.

Pétiole

Le **pétiole** est un cordon rigide qui s'étend entre la gaine et le limbe ou qui attache le limbe à la tige lorsque la gaine est absente.

Il est généralement convexe sur sa face inférieure, concave sur sa face supérieure. Sa section est de forme variable: triangulaire, arrondie ou aplatie.

Parfois, le pétiole peut être **ailé**, comme chez le Pamplemoussier (genre *Citrus*) (figure 4.8), la Digitale (*Digitalis*) ou la Molène (*Verbascum*) (figure 4.9). Dans ces deux derniers cas, les ailes proviennent de la décurrence du limbe.

Dans certains cas, le pétiole porte un ou plusieurs **renflements moteurs** qui interviennent dans les mouvements d'étalement ou de repliement du limbe, mouvements de veille et de sommeil, comme chez diverses Marantacées, dans le genre *Trifolium* (le Trèfle) et chez *Mimosa pudica* (la Sensitive, figure 4.10).

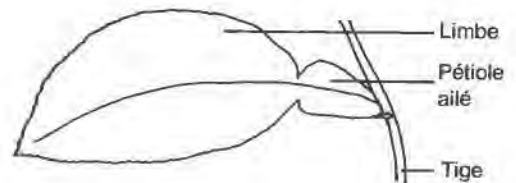


Figure 4.8
Pétiole ailé de Pamplemoussier.

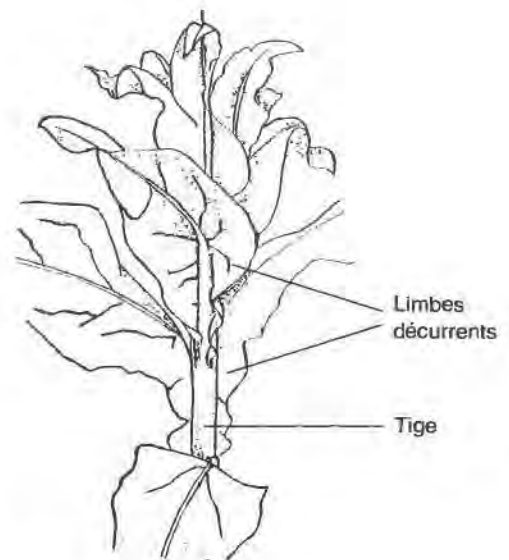


Figure 4.9
Feuilles décurrentes de Molène.

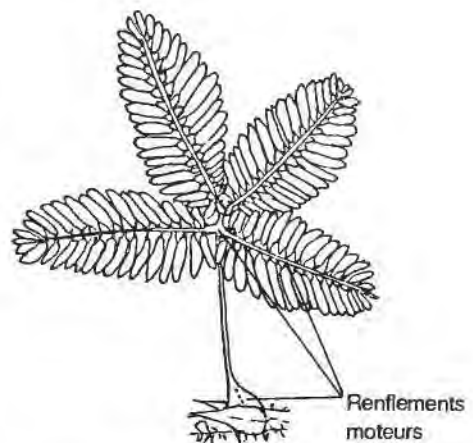


Figure 4.10
Renflements moteurs sur la feuille de Sensitive.

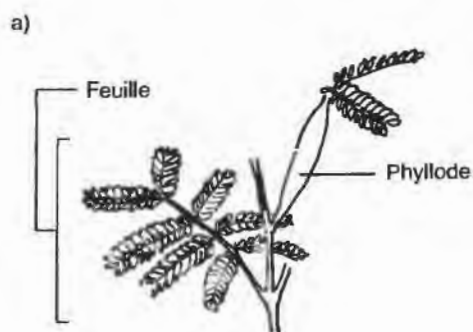


Figure 4.11
(a) À gauche, feuille, à droite, stade foliaire intermédiaire et (b) phyllodes sur un rameau fleuri d'Acacia.

Dans les **feuilles sessiles**, le *pétiole est absent*. Le limbe directement inséré sur la tige devient alors souvent **embrassant** ou **amplexicaule** (figure 4.12), voire **décurrent**, c'est-à-dire qu'il se prolonge sur l'entre-nœud inférieur (figure 4.9).

Lorsque le limbe est très réduit ou absent, le pétiole s'élargit souvent en une lame chlorophyllienne, prend un aspect foliacé et assume les fonctions d'assimilation chlorophyllienne. Cette formation est un **phyllode**, structure particulièrement bien illustrée par certains Acacias (figure 4.11) chez lesquels les feuilles des jeunes plants sont normales et reliées par des formes intermédiaires aux phyllodes typiques.

Limbe

Le limbe est la *partie assimilatrice* de la feuille. Dans la majorité des cas, il est *coloré en vert par la chlorophylle* présente dans les chloroplastes mais, chez de nombreuses plantes ornementales comme l'Aucuba (*Aucuba*), l'Érable à Giguère (*Acer negundo*) et le Coléus, le limbe possède parfois des plages diversement colorées, d'où les **feuilles panachées**.

Le limbe *peut être très réduit, voire absent*. Dans ces cas, la fonction assimilatrice peut être assurée par d'autres parties de la plante, c'est le cas de :

- la tige chez les Cactacées (figure 3.22) et d'autres succulentes,
- les phyllodes à aspect foliacé des *Acacia* (figure 4.11),
- les stipules très développées de *Lathyrus aphaca* (la Gesse sans feuilles) (figure 4.4),
- les ailes de la tige de la Gesse (*Lathyrus*) (figure 3.2) et de certains Genêts (*Genista*).

Le limbe peut également être décurrent sur le pétiole (figure 4.9).

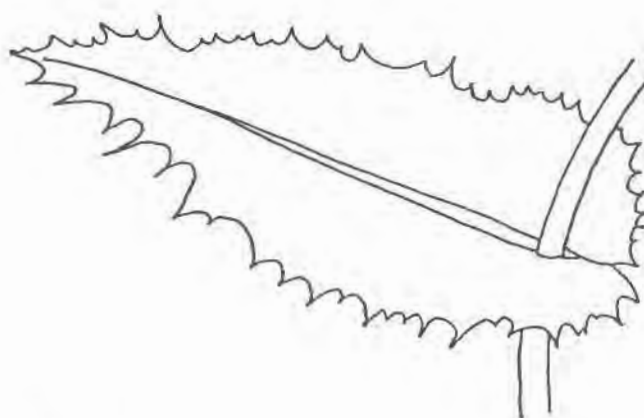


Figure 4.12
Feuille embrassante de Laiteron.

Nervation

Le limbe porte des nervures dont la disposition appelée **nervation** permet de distinguer plusieurs types de feuilles (figure 4.13).

Les **feuilles uninerves** ont un limbe étroit et parcouru par une seule nervure.

Les **feuilles parallélinerves** sont sessiles, allongées et rubanées. Elles s'insèrent sur la tige par un segment presque aussi large que les régions supérieures du limbe. Elles se rencontrent chez la plupart des Monocotylédones et chez les Plantaginacées, dont le Plantain (*Plantago*).

Les **feuilles penninerves** portent une nervure principale ou médiane qui partage le limbe en deux parties généralement égales et qui émet latéralement des nervures secondaires de même importance.

Dans les **feuilles palmatinerves**, le pétiole se divise en un nombre impair de nervures divergentes, la nervure médiane restant souvent la plus importante.

Feuilles simples

Les **feuilles simples** sont des feuilles dont *le limbe n'est pas subdivisé en segments indépendants*, aussi profondes que puissent en être les découpures (figure 4.19).

Les types de feuilles simples sont très nombreux et se distinguent d'après les caractères :

- de la marge, dont les découpures sont plus ou moins profondes (figure 4.17),
- du sommet du limbe ou apex (figure 4.20),
- de la base du limbe (figure 4.20).

Les **feuilles cordées** sont en forme de coeur à la base comme chez le Lilas (*Syringa vulgaris*).

Les **feuilles auriculées** portent deux oreillettes situées à la base du limbe sessile et qui demeurent toutefois libres, comme chez le Laiteron (*Sonchus*, figure 4.12).

Les **feuilles hastées** adoptent la forme d'un fer de lance comme chez plusieurs Oseilles (*Rumex*) et dans les feuilles aériennes de la Sagittaire (*Sagittaria*).

Quant aux **feuilles peltées**, leurs lobes inférieurs se sont soudés, le pétiole étant alors inséré perpendiculairement et de façon excentrique sur la face inférieure du limbe, comme chez la Brasénie (*Brasenia*), l'Écuelle d'eau (*Hydrocotyle vulgaris*) et la Capucine (*Tropaeolum*) (figure 4.14).

Les **feuilles échancrées** sont pourvues d'une échancrure apicale.

Les **feuilles crénelées** possèdent des bords pourvus de sinuosités ou de dents obtuses.

Les **feuilles dentées** ont les bords garnis de dents aiguës.

Enfin, les **feuilles lobées** présentent une marge découpée en lobes.

Feuilles composées

Les **feuilles composées** sont des feuilles dont *la nervure ou le pétiole est ramifié*, chaque ramification se terminant par un limbe particulier appelé foliole (figure 4.19).

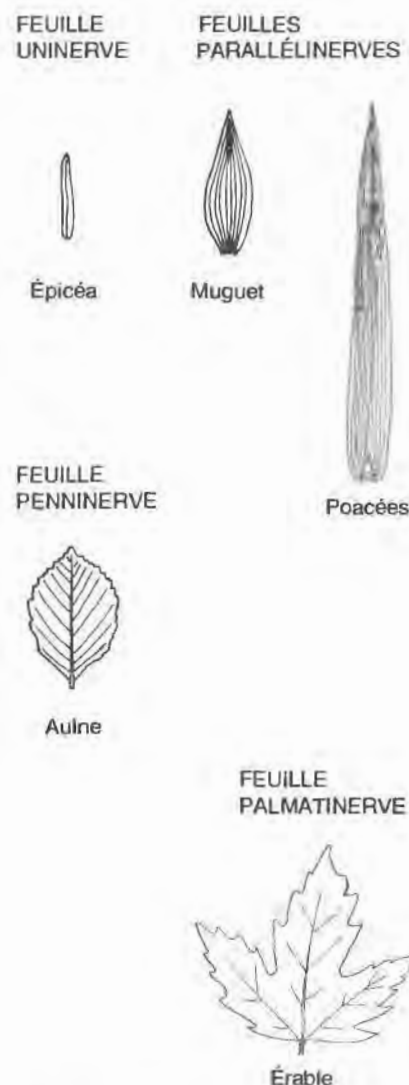


Figure 4.13
Les types de nervation.

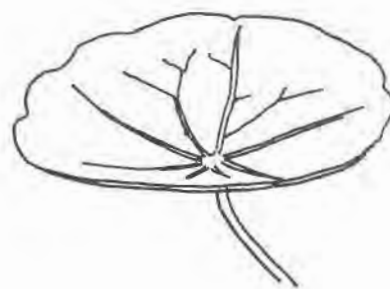


Figure 4.14
Feuille peltée de Capucine.

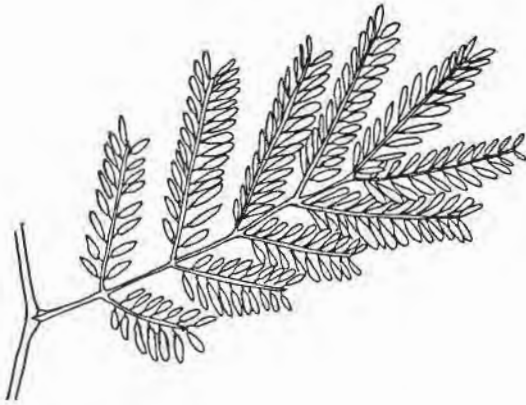


Figure 4.15
Feuille bipennée du Chicot du Canada.

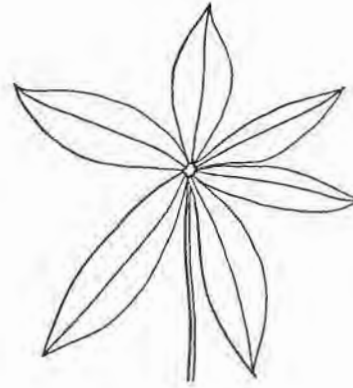


Figure 4.16
Feuille composée-palmée de Lupin.



Figure 4.17
Feuille de Palmier montrant les déchirures apparaissant le long des plis du limbe.

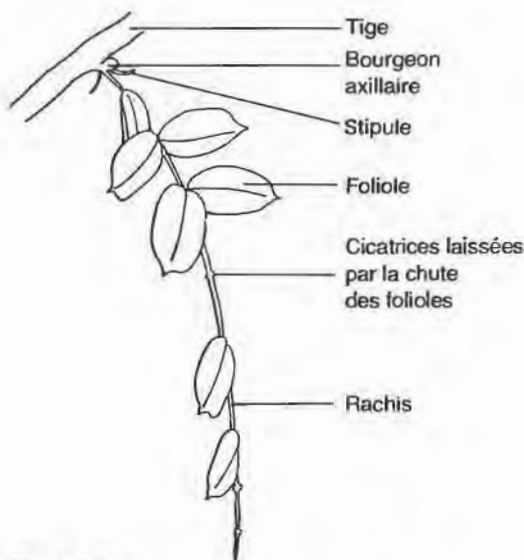


Figure 4.18
Chute progressive des folioles d'une feuille de Caragana, caractéristique d'une feuille composée.

Les principaux types de feuilles composées sont les feuilles composées-pennées, les feuilles composées-palmées et les feuilles pédalées.

Les feuilles **composées-pennées** ont des folioles disposées sur le pétiole principal ou **rachis**, comme les barbes d'une plume, et fixées par un **pétiolule** ou encore sessiles; elles sont:

- **imparipennées**, si le rachis se termine par une foliole;
- **paripennées**, si le rachis se termine par une pointe ou par une vrille.

Plusieurs folioles peuvent être remplacées dans la même feuille par des vrilles, par exemple chez le Pois (*Pisum*).

Si le pétiole principal se ramifie plusieurs fois, les feuilles sont bipennées (Chicot du Canada, *Gymnocladus dioica*, figure 4.15), tri-pennées, etc. La base des pétiolules peut porter des **stipelles** (petites stipules) ou des renflements moteurs comme chez le Haricot (*Phaseolus*) et chez la Sensitive (*Mimosa pudica*, figure 4.10).

Les feuilles **composées-palmées** possèdent des folioles au nombre de 3, 5, 7..., partant d'un même point au sommet du pétiole, comme chez le Lupin (*Lupinus*) (figure 4.16) et le Marronnier (*Aesculus hippocastanum*).

Quant aux feuilles **pédalées**, leur pétiole se ramifie en trois pétiolules dont les deux latéraux se subdivisent à leur tour deux fois. Tous ces pétiolules se terminent par un limbe (l'Hellébore, *Helleborus*).

Les folioles présentent la même variété de formes que les feuilles.

Les feuilles simples et les feuilles composées bien typiques sont réunies par de **nombreux intermédiaires**, parfois difficilement définissables. Certaines feuilles, simples à l'état jeune, peuvent avec l'âge prendre l'aspect de feuilles composées comme celles des Palmiers, où des déchirures apparaissent le long des plis du limbe (figure 4.17). La **chute individuelle des folioles** constitue un critère très valable pour la distinction des vraies feuilles composées (figure 4.18).

	FEUILLES SIMPLES				FEUILLES COMPOSÉES	
FEUILLES PENNINERVES						
	entière	dentée	crénelée		composée-impairipennée	composée-paripennée
FEUILLES PALMATINERVES						
	pinnatilobée	pinnatifide	pinnatipartite	pinnatiséquée		
FEUILLES PALMATINERVES						
		sinuée			composée-trifoliée	composée-palmée
FEUILLES PALMATINERVES						
	palmatilobée	palmatifide	palmatipartite	palmatiséquée		pédalée

Figure 4.19
Caractérisation des feuilles d'après leur nervation et leur marge.

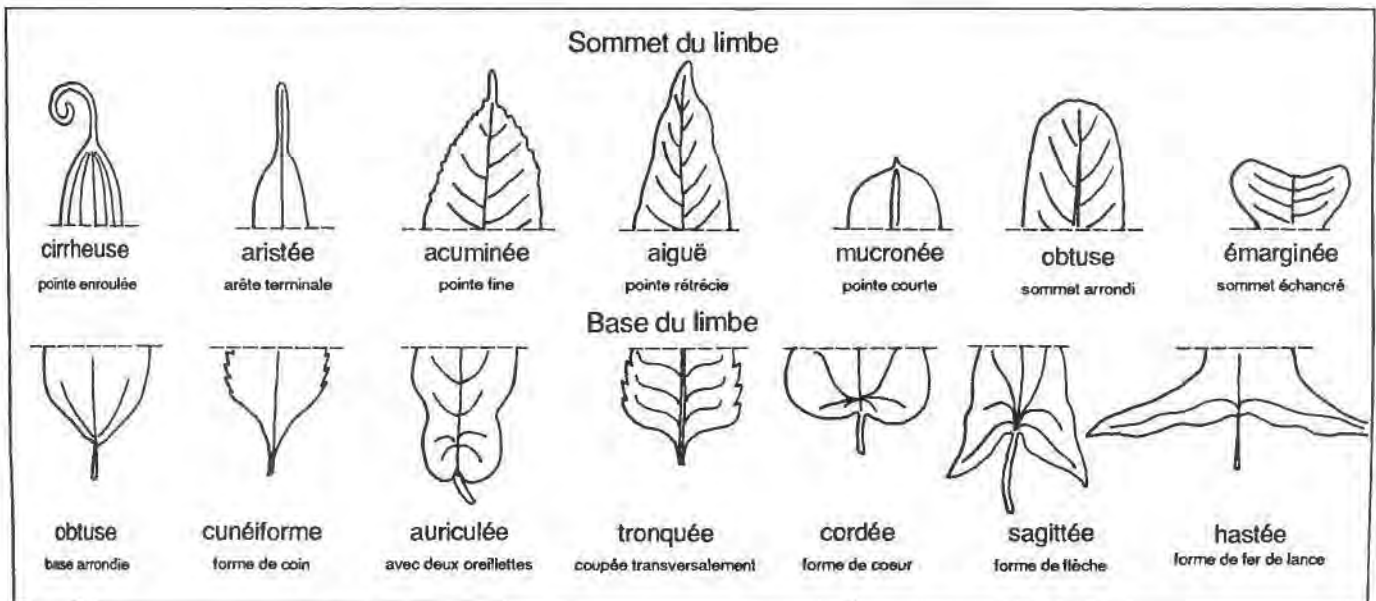


Figure 4.20
Caractérisation des feuilles d'après la forme du sommet et de la base du limbe.

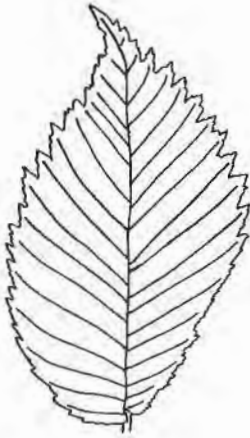


Figure 4.21
Feuille asymétrique d'Orme.

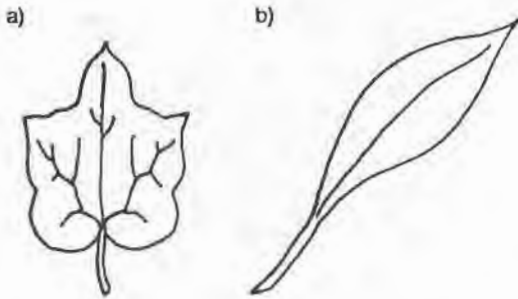


Figure 4.22
Polymorphisme foliaire chez le Lierre: (a) feuille de rameau stérile, (b) feuille de rameau fertile.

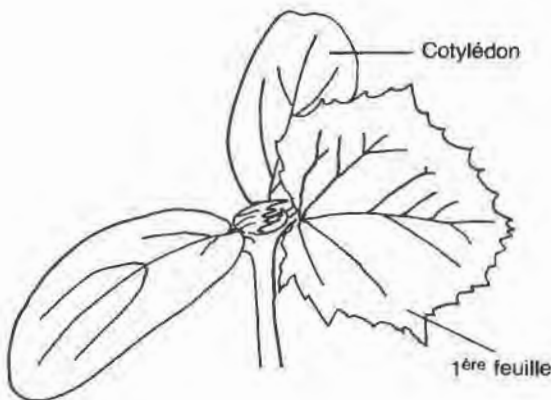


Figure 4.23
Cotylédons et feuille de Concombre.

Symétrie foliaire

La nervure principale ou médiane partage généralement la feuille en deux moitiés **symétriques**, équivalentes et superposables.

La feuille est **asymétrique** lorsqu'elle ne possède *aucun plan de symétrie la séparant en deux moitiés superposables*; c'est le cas chez certains Ormes (*Ulmus*) (figure 4.21) et de nombreux Bégonias (*Begonia*).

4.2 Polymorphisme foliaire ou hétérophylle

Le polymorphisme foliaire désigne le fait qu'un *même individu peut posséder des feuilles de différents types*.

Le polymorphisme est dit *vrai* lorsque les diverses feuilles d'un *individu adulte* ont des formes différentes, par exemple les feuilles des rameaux stériles et fertiles du Lierre (*Hedera helix*) (figure 4.22).

Peuvent aussi être différentes les feuilles *apparues à différents moments* du développement de la plante. Les toutes premières feuilles d'une plantule, les **cotylédons** (figure 4.23), et les **feuilles juvéniles** (figure 4.24), qui leur succèdent immédiatement, sont généralement différentes de celles de la plante plus âgée.

L'étude des feuilles juvéniles revêt une grande importance en systématique et en phylogénie.

Un polymorphisme particulier résulte de *l'influence du milieu*. La Sagittaire (*Sagittaria*) possède deux ou trois types de feuilles selon les espèces: en effet, on peut y observer des feuilles immergées rubanées, des feuilles nageantes cordiformes et des feuilles aériennes sagittées ou hastées (figure 4.25, b).

Dans le genre *Ranunculus*, plusieurs espèces vivant dans le milieu aquatique, dont la Renoncule à flagelles (*Ranunculus flabellaris*) et la Renoncule aquatique (*Ranunculus aquatilis*, figure 4.25, a), possèdent des feuilles flottantes à limbe normal et des feuilles submergées **laciniées**, à limbe découpé en lanières étroites et inégales.

4.3 Adaptations biologiques et écologiques de la feuille

Ces adaptations résultent de l'influence du milieu ou de l'exercice de fonctions particulières.

Chez les feuilles **laciniées** des plantes aquatiques, *le limbe est réduit aux seules nervures* comme chez les Myriophylles (*Myriophyllum*), la Renoncule à flagelles (*Ranunculus flabellaris*), la Renoncule aquatique (*Ranunculus aquatilis*) (figure 4.25, a) et l'Utriculaire (*Utricularia*) (figure 4.28).

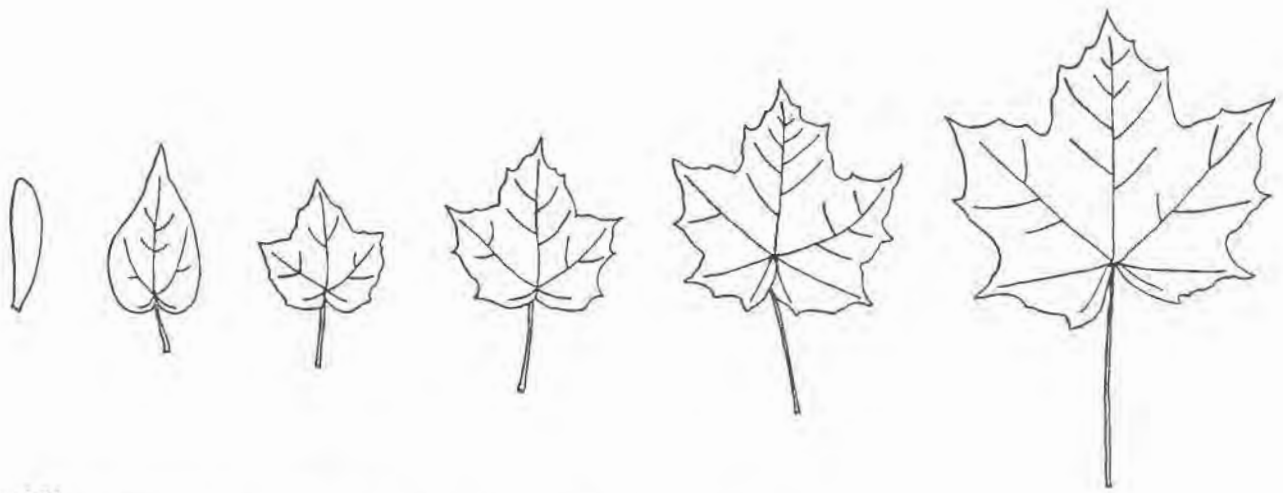


Figure 4.24
Polymorphisme foliaire chez l'Érable à différents moments du développement de la plante: de gauche à droite, un cotylédon, les feuilles juvéniles et les feuilles adultes.

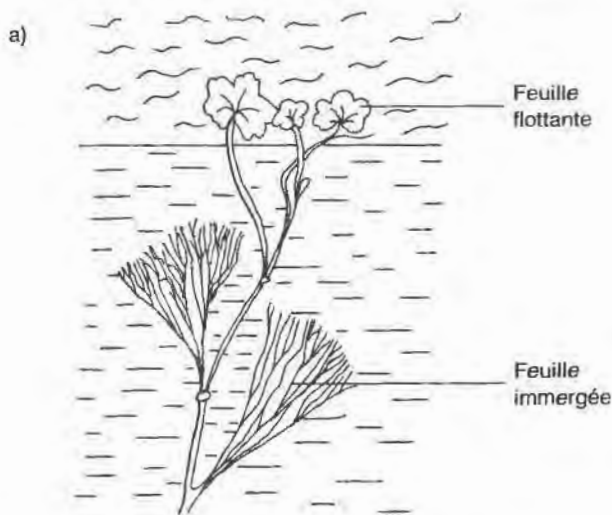


Figure 4.25
Polymorphisme foliaire: (a) feuilles immergées laciniées et feuilles flottantes normales chez la Renoncule aquatique, (b) feuilles immergées rubanées et feuilles aériennes sagittées chez la Sagittaire.

Deux adaptations caractérisent les plantes vivant dans les milieux secs, carencés en eau.

Les feuilles des **sclérophytes** sont souvent en forme d'aiguilles, comme celles du Pin (*Pinus*) et de beaucoup d'autres Gymnospermes.

Les feuilles **charnues des plantes grasses** du genre Aloès (*Aloe*), d'Aizoacées comme la Plante-caillou (*Lithops*, figure 4.26) et de diverses Crassulacées comme les Orpins (*Sedum acre*, *S. purpureum*) accumulent des réserves hydriques dans leurs tissus.

Les **sclérophytes** ou **xérophytes** vraies et les **plantes grasses** ou **succulentes**, représentent les deux adaptations à des milieux secs. Elles diffèrent l'une de l'autre parce que seules les plantes grasses constituent des réserves d'eau. Les sclérophytes subissent intégralement la sécheresse du milieu mais résistent grâce à des dispositifs morphologiques et anatomiques qui leur permettent d'augmenter leur alimentation en eau et de diminuer la transpiration.



Figure 4.26
Feuilles charnues d'une Plante-caillou.

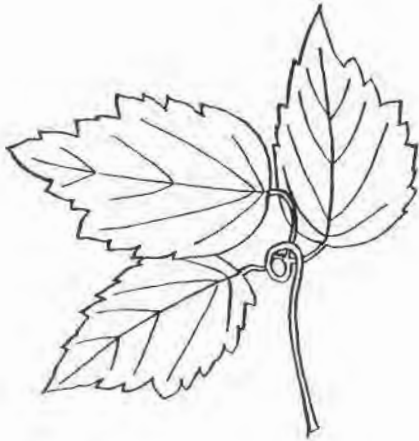


Figure 4.27
Pétiole volubile de Clématite de Virginie.

L'accumulation de réserves alimentaires peut se faire dans les feuilles **charnues de réserve** présentes dans le bulbe de certaines plantes, notamment le bulbe de divers *Allium* (Ail, Oignon), de *Tulipa* (la Tulipe) et *Lilium* (le Lis) (figures 3.30, 3.31 et 3.32).

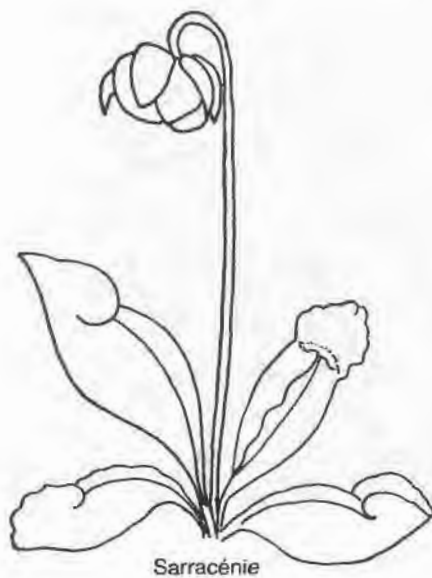
Chez certaines plantes grimpantes, les feuilles se transforment partiellement ou totalement en **vrilles**. Celles-ci permettent à la plante de s'accrocher aux supports (*Pisum sativum*, le Pois; *Vicia cracca*, la Vesce ou Jargeau, figure 3.18; *Lathyrus aphaca*, la Gesse sans feuilles, figure 4.4). Chez la Capucine (*Tropaeolum*), l'organe volubile est le pétiole. Plusieurs espèces de Clématites, comme *Clematis vitalba* (la Clématite des haies) et *C. virginiana* (la Clématite de Virginie, figure 4.27), sont des lianes ligneuses vivaces à feuilles composées-imparipennées. Leurs organes volubiles sont les pétioles et les pétiolules qui persistent après la chute des folioles.

Dans les milieux humides, comme les marais, marécages et tourbières, les feuilles des **plantes carnivores** sont adaptées à la **capture d'animaux de petite taille** (insectes, crustacés, etc.).

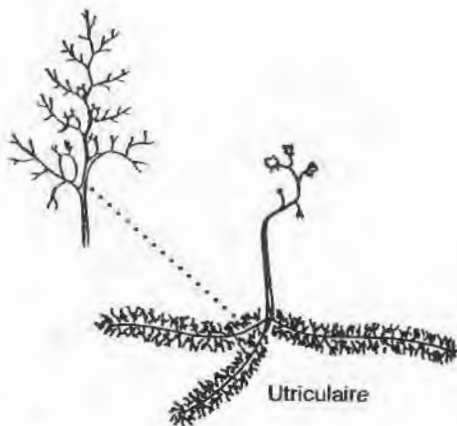
Chez la Sarracénie (*Sarracenia*), la feuille entière forme un **cornet** servant de piège (figure 4.28); de longs poils raides orientés vers le bas y facilitent l'entrée des animaux et en interdisent pratiquement la sortie.

Chez les Utriculaires (*Utricularia*), certaines parties de la feuille se transforment en **utricules** (figure 4.28), sorte de petites outres fermées par un clapet ne s'ouvrant que vers l'intérieur et garni de poils sensibles.

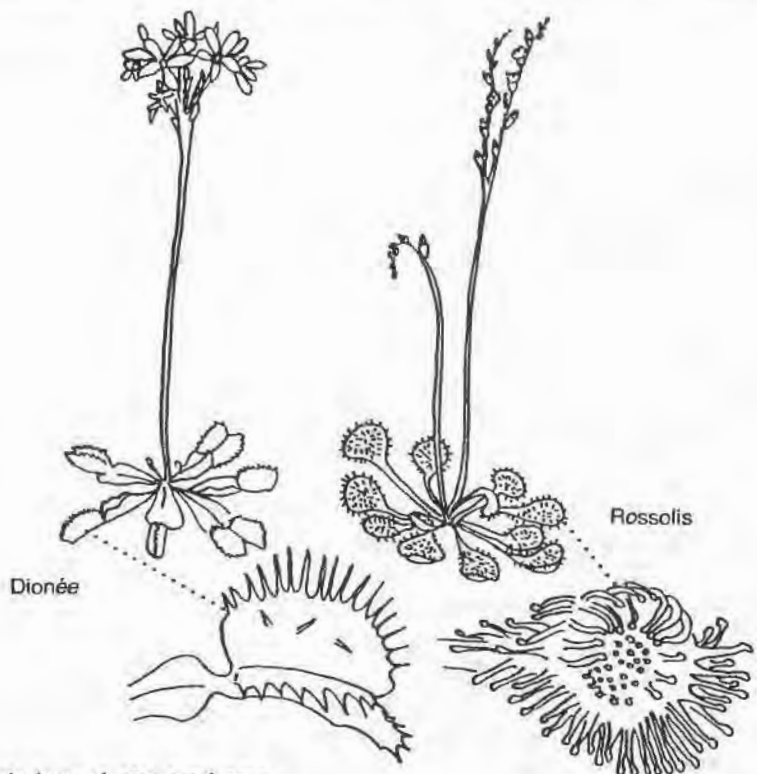
Dans les mêmes milieux, la capture des petits animaux peut également être assurée par la présence de **poils sensibles** chez *Pinguicula* (la Grassette), de poils visqueux chez *Drosera* (le Rossolis) ou



Sarracénie



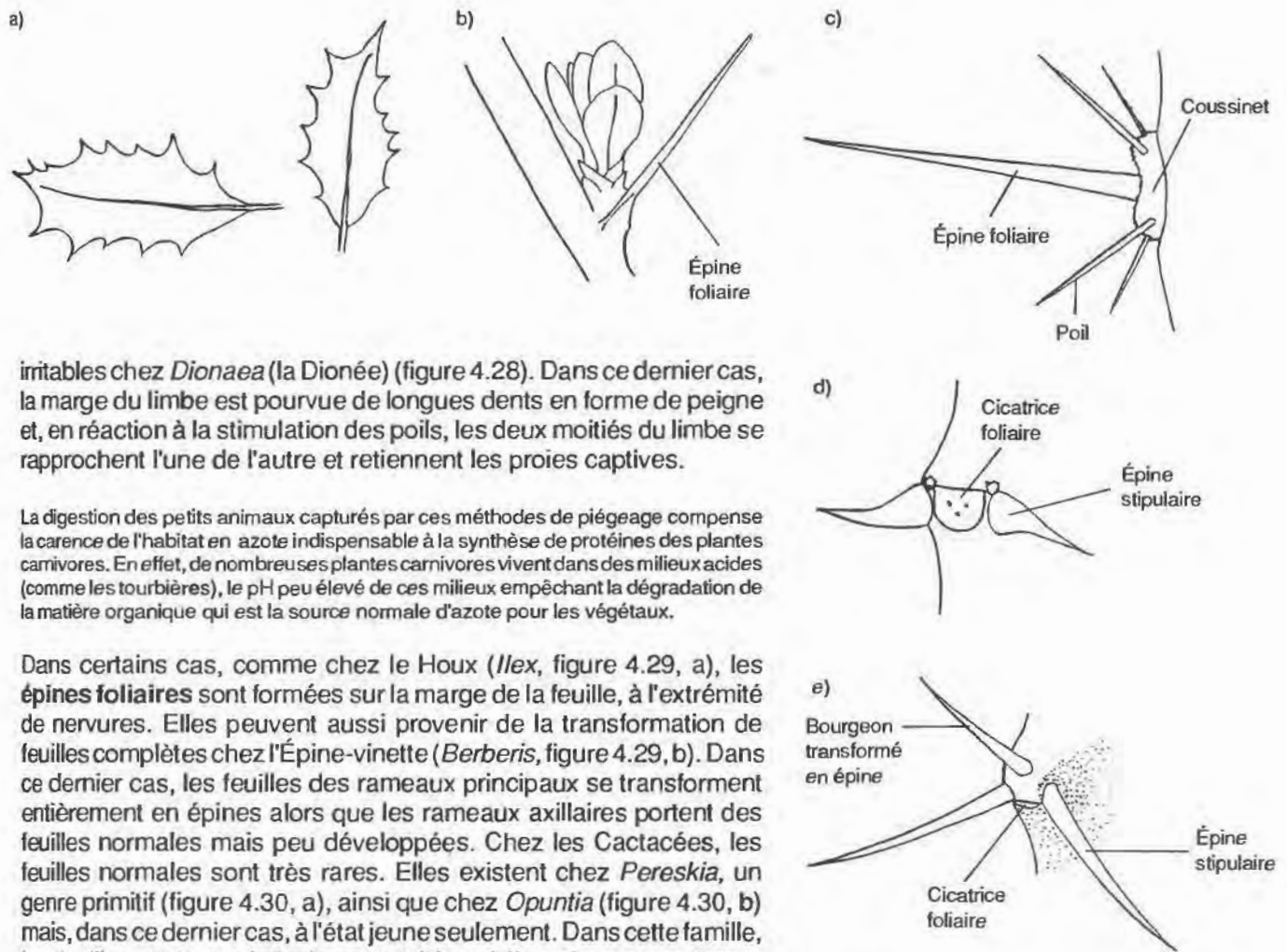
Utriculaire



Dionée

Rossolis

Figure 4.28
Adaptations du limbe pour la capture de petits animaux chez plusieurs plantes carnivores.



irritables chez *Dionaea* (la Dionée) (figure 4.28). Dans ce dernier cas, la marge du limbe est pourvue de longues dents en forme de peigne et, en réaction à la stimulation des poils, les deux moitiés du limbe se rapprochent l'une de l'autre et retiennent les proies captives.

La digestion des petits animaux capturés par ces méthodes de piégeage compense la carence de l'habitat en azote indispensable à la synthèse de protéines des plantes carnivores. En effet, de nombreuses plantes carnivores vivent dans des milieux acides (comme les tourbières), le pH peu élevé de ces milieux empêchant la dégradation de la matière organique qui est la source normale d'azote pour les végétaux.

Dans certains cas, comme chez le Houx (*Ilex*, figure 4.29, a), les **épines foliaires** sont formées sur la marge de la feuille, à l'extrémité de nervures. Elles peuvent aussi provenir de la transformation de feuilles complètes chez l'Épine-vinette (*Berberis*, figure 4.29, b). Dans ce dernier cas, les feuilles des rameaux principaux se transforment entièrement en épines alors que les rameaux axillaires portent des feuilles normales mais peu développées. Chez les Cactacées, les feuilles normales sont très rares. Elles existent chez *Pereskia*, un genre primitif (figure 4.30, a), ainsi que chez *Opuntia* (figure 4.30, b) mais, dans ce dernier cas, à l'état jeune seulement. Dans cette famille, les feuilles restent généralement à l'état d'ébauches ou se transforment en épines insérées au niveau d'**aréoles** (figure 4.29, c).

Dépressions peu profondes situées sur les tiges, les **aréoles** sont couvertes d'épines et d'aiguillons; elles possèdent aussi une zone méristématique pouvant produire des rameaux ou des fleurs. Ces formations se trouvent au niveau des **coussinets** visibles à la surface des tiges et présents dans la seule famille des Cactacées (comparer les figures 4.29, c, d et e ainsi que les figures 10.3, a, b et c).

Figure 4.29
Quelques formations foliaires épineuses: (a) feuille épineuse de Houx; épine foliaire (b) d'Épine-vinette, avec un rameau court feuillé à son aisselle et (c) de *Céreau* (Cactacées) insérée dans un coussinet contenant également une aréole; épines stipulaires (d) d'*Euphorbia trigona* (Euphorbiacées) et (e) de *Pachypodium lameiri* (Apocynacées) avec une épine raméale au-dessus de la cicatrice foliaire.

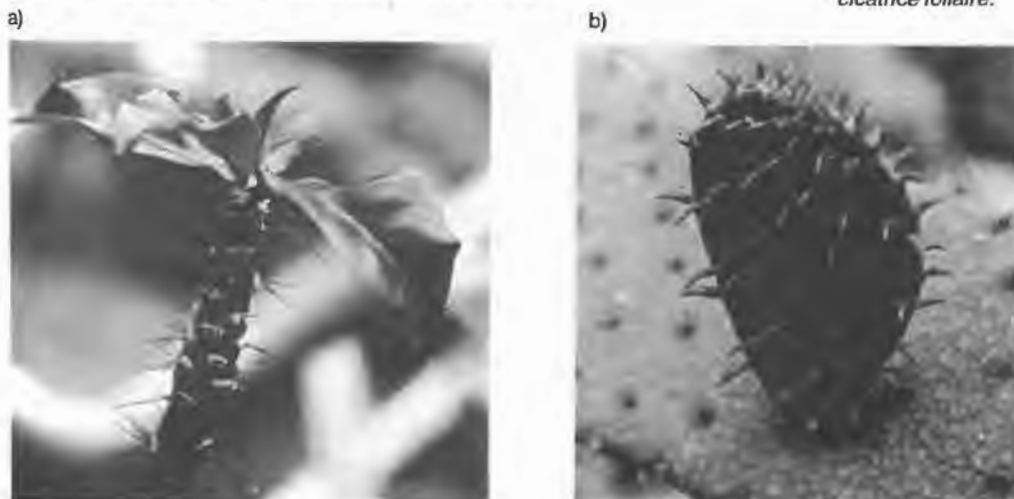


Figure 4.30
Feuilles chez les Cactacées: (a) *Pereskia*; (b) *Opuntia*.



Figure 4.31
(a) Feuilles tomenteuses de *Kalanchoé tomentosa*, (b) feuilles hispides de *Lycopsida des champs*.

L'absence ou la présence de *poils*, leur densité, leur forme, leur rigidité permettent notamment de distinguer des feuilles:

- **glabres**, sans poil;
- **glabrescentes**, presque glabres;
- **pubescentes**, à poils fins, espacés, mous et courts;
- **soyeuses**, à poils fins et doux;
- **hispides** (figure 4.31, b), couvertes de poils longs, raides, presque piquants;
- **veloutées**, à poils serrés comme du velours;
- **tamenteuses** (figure 4.31, a), couvertes d'un feutrage de poils densément enchevêtrés.

4.4 Préfoliation

La préfoliation est la disposition que présente le limbe des jeunes feuilles dans le bourgeon. Elle est caractéristique de chaque espèce. Ce caractère qui présente deux aspects distincts constitue un critère systématique important.

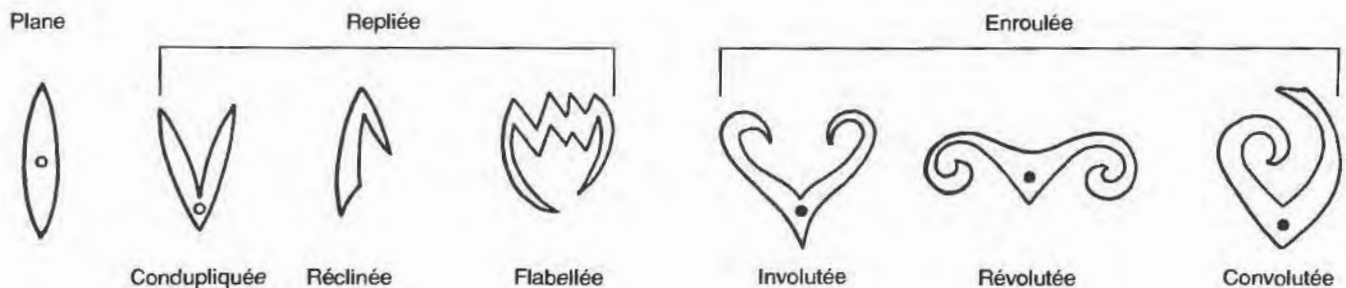


Figure 4.32
Types de préfoliations d'après la forme du limbe dans le bourgeon.



Pr. valvaire



Pr. imbriquée



Pr. équitante

Figure 4.33
Types de préfoliaisons d'après le recouvrement réciproque des feuilles dans le bourgeon.

Disposition des feuilles dans le bourgeon

La disposition des feuilles dans le bourgeon ou, plus précisément, celle du limbe permet de distinguer trois types principaux de préfoliaison (figure 4.32):

- la **préfoliaison plane ou subplane** (Malvales, certaines Poacées, Lamiacées et Astéracées);
- la **préfoliaison repliée** comprenant les préfoliaisons:
 - **conduplicuée** (le Hêtre, *Fagus*; le Chêne, *Quercus*),
 - **réclinée** (le Tulipier, *Liriodendron tulipifera*; l'Aconit, *Aconitum*),
 - **flabellée ou plissée** (l'Érable, *Acer*, les Palmiers);
- la **préfoliaison enroulée** subdivisée en préfoliaisons:
 - **involutée** (le Peuplier, *Populus*; le Sureau, *Sambucus*),
 - **révolutée** (le Romarin, *Rosmarinus*),
 - **convolutée** (le Pied-de-veau, *Arum*; le Prunier, *Prunus*).

Recouvrement réciproque des feuilles dans le bourgeon

Cet autre aspect de la préfoliaison permet de distinguer également:

- la **préfoliaison valvaire ou libre**, les feuilles successives ne se recouvrant pas par leurs bords (figure 4.33, a);
- la **préfoliaison imbriquée** où, les feuilles étant planes, chaque feuille recouvre par un bord celle qui lui fait suite (le Frêne, *Fraxinus*; le Lilas, *Syringa*) (figure 4.33, b);
- la **préfoliaison équitante** où, les feuilles étant alternes et pliées en long, les plus externes recouvrent l'ensemble des plus internes (*Iris*, figures 4.33, c et 4.34).



Figure 4.34
Emboîtement des feuilles dans la préfoliaison équitante chez un plant entier d'Iris et sur une coupe transversale de celui-ci.



Figure 4.35
Feuilles alternes distiques d'un Orme et diagramme de l'insertion des feuilles sur la tige.

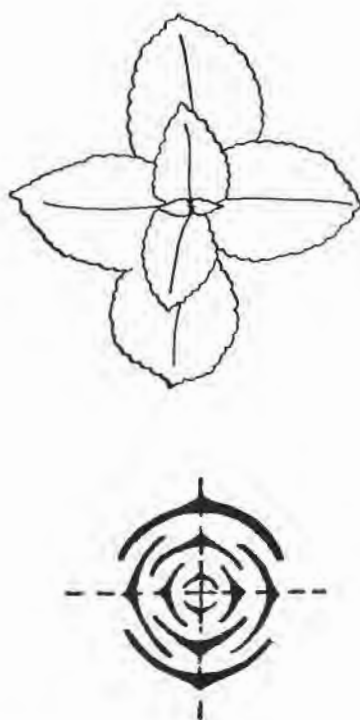


Figure 4.36
Feuilles opposées décussées de Coléus et diagramme de la disposition des feuilles sur la tige.



Figure 4.37
Feuilles verticillées par trois de Laurier-rose et diagramme de l'insertion des feuilles sur la tige.

4.5 Phyllotaxie

La phyllotaxie est l'étude de l'ensemble des règles très précises qui régissent la distribution des feuilles sur les tiges.

Distribution des feuilles sur la tige

Le nombre de feuilles insérées au niveau d'un noeud permet de distinguer des feuilles isolées, opposées et verticillées.

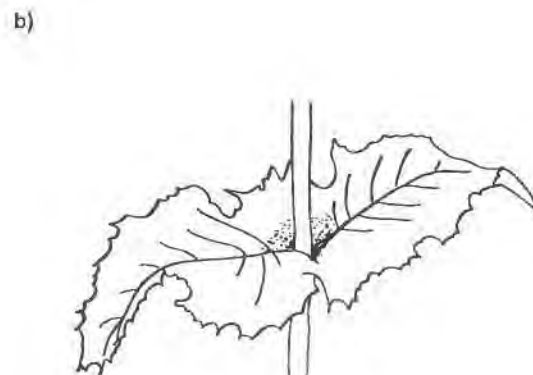
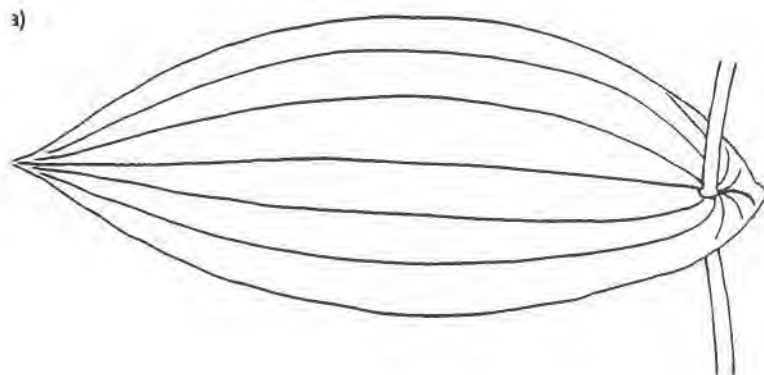
Les **feuilles isolées** sont réparties sur la tige selon deux ou plusieurs files longitudinales (génératrices). Ce sont des feuilles **spirales** ou **alternes**. Elles sont dites :

- **distiques** lorsqu'elles sont disposées sur deux files longitudinales (figure 4.35), c'est le cas des Poacées;
- **tristiques** lorsqu'elles sont insérées sur trois rangées longitudinales comme chez les Cypéracées.

Les **feuilles opposées** sont insérées au même noeud, aux extrémités d'un diamètre de tige. Elles sont **décussées** lorsque chaque paire de feuilles opposées forme un angle de 90° avec celles des noeuds les plus proches. C'est, par exemple, le cas de l'Asclépiade (*Asclepias*, figure 4.38) et de toutes les Lamiacées comme la Menthe (*Mentha*) et le Coléus (figure 4.36).



Figure 4.38
Feuilles décussées d'Asclépiade.



Les **feuilles verticillées** sont insérées par plus de deux au même noeud, comme chez le Laurier-rose (*Nerium oleander*, figure 4.37) et chez l'Élodée (*Elodea*) où chaque verticille comporte trois feuilles.

Les feuilles verticillées par trois sont parfois appelées **ternées** mais, pour certains auteurs, ce terme désigne les feuilles trifoliolées dont les pétioles sont sensiblement égaux, comme chez le Trèfle (*Trifolium*), et même les feuilles trifoliolées dont chaque foliole est elle-même subdivisée en trois autres folioles.

La *relation limbe-tige* permet de distinguer des:

- **feuilles amplexicaules** ou **embrassantes**, dans les cas des feuilles sessiles dont la base élargie entoure plus ou moins la tige jusqu'à former parfois des oreillettes (figure 4.12);
- **feuilles perfoliées**, feuilles sessiles dont la base du limbe entoure complètement la tige qui, de ce fait, paraît traverser la feuille (figure 4.39);
- **feuilles connées**, feuilles opposées dont la base se soude de part et d'autre de la tige (figure 4.39);
- **feuilles décurrentes**, feuilles sessiles dont le limbe se prolonge le long de l'entre-noeud inférieur de la tige (figure 4.11).

Théories et lois de la phyllotaxie

Les caractères phyllotaxiques sont spécifiques, c'est-à-dire propres à chaque espèce. À cet égard, les feuilles opposées et verticillées se distinguent donc des feuilles spiralées.

Feuilles opposées et verticillées

- Chaque verticille présente le même nombre de feuilles;
- l'**angle de divergence**, c'est-à-dire la distance angulaire entre deux feuilles voisines d'un même verticille par rapport à l'axe de la tige est constant;
- les points d'insertion foliaire sont décalés d'un verticille à l'autre.

Figure 4.39
(a) Feuille perfoliée d'*Uvulaire grandiflore*; feuilles connées (b) de *Silphium perfoliatum* et (c) de *Claytonie perfoliée*.

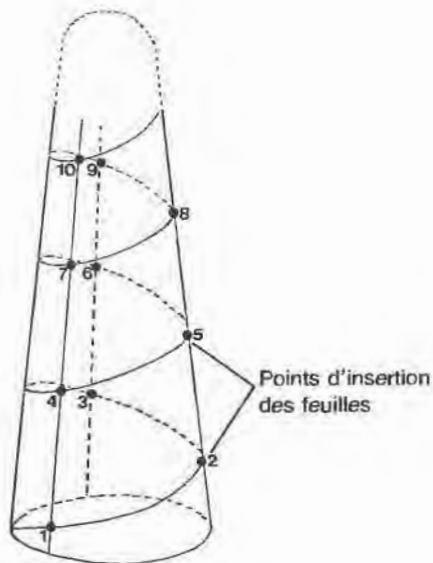


Figure 4.40
Schéma de la spirale génératrice d'après la théorie classique de la phyllotaxie.

Feuilles spiralées

Selon la théorie classique:

- les feuilles sont disposées sur la tige selon une spirale définie pour un genre; une ligne tracée sur la tige et réunissant les divers points d'insertion de feuilles consécutives forme une spirale de direction constante (figure 4.40).
- entre deux feuilles successives, l'angle de divergence est constant (figure 4.41).

Cette conception classique fut émise par SCHIMPER (1825 à 1835) et par BRAUN (1831). DE CANDOLLE supposait dès 1827 l'existence de plusieurs spirales génératrices chez les plantes à feuilles verticillées. Malgré ses insuffisances, la théorie de SCHIMPER et BRAUN fut admise dans son ensemble. En 1946, PLANTEFOL a proposé sa théorie des *hélices foliaires multiples* qui généralise l'hypothèse émise par DE CANDOLLE. Selon cette théorie, les feuilles seraient disposées sur la tige suivant des spirales génératrices qui se croisent. Le nombre de spirales varierait selon l'espèce, l'âge de la plante, la position des rameaux. Chaque spirale remonterait dans le bourgeon à un centre générateur de feuilles où les ébauches foliaires seraient d'abord contiguës. Pas plus que la théorie de SCHIMPER et BRAUN, celle de PLANTEFOL ne donne pleine satisfaction car elle ne se vérifie pas dans tous les cas. Le problème de la phyllotaxie a été qualifié par CORNER de "bête noire" de la botanique.

Pratiquement, l'angle de divergence peut être déterminé de la façon suivante:

- 1° choisir une série de feuilles formées successivement, la plus ancienne étant la première;
- 2° compter le nombre de feuilles rencontrées jusqu'à la feuille située exactement au-dessus de la première, celle-ci étant exclue;
- 3° calculer le nombre de tours de tige effectués en réalisant le point 2;
- 4° établir le rapport entre le nombre de tours de circonférence réalisés et le nombre de feuilles rencontrées.

Dans le cas de feuilles tristiques, le rapport étant de $1/3$, l'angle de divergence correspond à 120° , soit $1/3$ de circonférence.

La phyllotaxie d'une espèce peut être représentée schématiquement par un *diagramme* qui projette sur un plan la spirale d'insertion: un tour de spire est partagé en autant de secteurs égaux que l'indique le dénominateur et les insertions foliaires sont marquées là où la spirale coupe les rayons (figure 4.41).

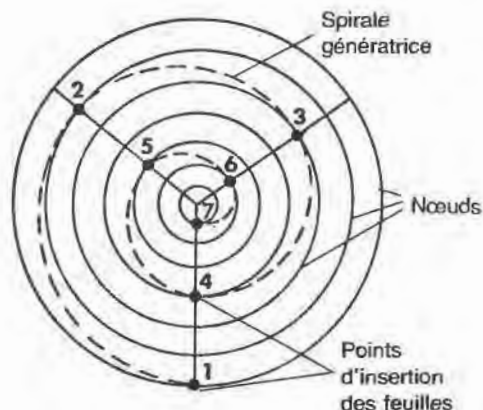


Figure 4.41
Diagramme phyllotaxique pour l'angle de divergence de $1/3$ de circonférence ou 120° .

Les rapports les plus fréquemment rencontrés sont $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$, $8/21$, etc. Les numérateurs et les dénominateurs de cette série de nombres correspondent à une série mathématique dite *série de Fibonacci*. Chaque nombre y représente la somme des deux termes qui précèdent. De nombreuses tentatives ont été faites pour analyser la phyllotaxie par les mathématiques. Bien que ces études aient débuté depuis plus de 150 ans avec L. et A. Bravais, ce n'est que récemment que ce mode de traitement de la phyllotaxie a pris son véritable essor. Il semble évident que les tentatives menées dans ce domaine apporteront des éclaircissements pour comprendre les arrangements hautement spécifiques observés chez les plantes. Cette science est la *phytomathématique*.

Guide d'étude

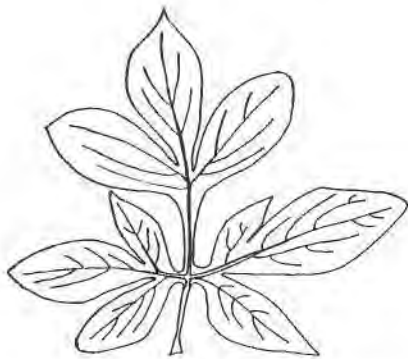
Définir ou décrire

organes appendiculaires

- 4.1 face supérieure, ventrale ou adaxiale de la feuille
- face inférieure ou dorsale de la feuille
- plante vivace
- plante pérennante
- plante à feuilles caduques
- plante à feuilles persistantes
- cicatrice foliaire
- base foliaire
- pétiole
- limbe
- gaine foliaire
- feuille engainante
- ligule
- stipule
- épine
- vrille
- ochréa
- pétiole ailé
- renflement moteur
- feuille sessile
- feuille embrassante ou amplexicaule
- feuille décurrente
- phylode
- feuille panachée
- nervation
- feuille uninerve
- feuille parallélinerve
- feuille penninerve
- feuille palmatinerve
- feuille simple
- feuille cordiforme
- feuille auriculée
- oreillette
- feuille hastée
- feuille peltée
- feuille échancrée
- feuille crénelée
- feuille dentée
- feuille lobée
- feuille composée
- foliole
- feuille composée-pennée
- rachis
- pétiolule
- feuille composée-imparipennée



Peuplier



Pivoine



Trèfle



Chêne

Figure 4.42
Feuilles d'origines diverses.

feuille composée-paripennée
vrille
stipelle
feuille composée-palmée
feuille pédalée
feuille symétrique
feuille asymétrique

4.2 polymorphisme foliaire ou hétérophylle
cotylédon
feuille juvénile
feuille laciniée

4.3 xérophyte
sclérophyte
aiguille
feuille charnue
feuille charnue de réserve
vrille
plante carnivore
utricule
poil sensible
épine foliaire
aréole
coussinet
poil
feuille glabre
feuille glabrescente
feuille pubescente
feuille soyeuse
feuille hispide
feuille veloutée
feuille tomenteuse

4.4 préfoliaison
préfoliaison plane
préfoliaison subplane
préfoliaison repliée
préfoliaison condupliquée
préfoliaison réclinée
préfoliaison flabellée ou plissée
préfoliaison enroulée
préfoliaison involutée
préfoliaison révolutée
préfoliaison convolutée
préfoliaison valvaire ou libre
préfoliaison imbriquée
préfoliaison équitante

4.5 phyllotaxie
feuille isolée
feuille spiralée
feuille alterne
feuille distique
feuille tristique
feuille opposée

feuille verticillée
 feuille ternée
 feuille amplexicaule ou embrassante
 feuille connée
 feuille décurrente
 angle de divergence

Quelques questions

Quels sont les rôles des feuilles?

Quelles sont les différentes parties des feuilles?

Quelles peuvent être les origines des épines?

Quelles formes peuvent prendre les stipules?

Quels sont les types de nervation chez les feuilles?

Comment peut-on distinguer une feuille composée d'une feuille simple?

Dans la figure 4.42, identifier:

- les feuilles simples.
- les feuilles composées.

Expliquer comment il est possible de distinguer les épines d'origine foliaire de celles d'origine caulinaires.

Quelles sont les adaptations écologiques et biologiques des feuilles?

Sur quels critères repose la distinction des feuilles d'après leurs relations avec la tige?

Comment les théories de la phyllotaxie tentent-elles d'expliquer l'insertion des feuilles sur la tige?

Dans la figure 4.43, identifier chaque partie du rameau folié de Gesse.

Dresser sur deux colonnes, un tableau réunissant le plus grand nombre de caractères foliaires propres aux Monocotylédones et aux Dicotylédones.

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

La gaine est un élargissement de la base du pétiole.

Les Poacées et les Cypéracées ont des feuilles engainantes.

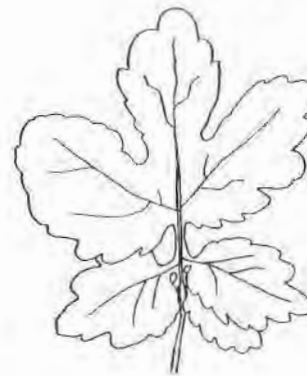
Les stipules ont un développement très variable selon les espèces;



Cormier
ou sorbier



Pissenlit



Chélidoine

Figure 4.42 (suite)
Feuilles d'origines diverses.



Figure 4.43
Portion de rameau feuillé de Gesse.

elles peuvent même atteindre la taille d'une feuille et en avoir l'aspect.

L'ochréa est une sorte de stipule.

Le pétiole attache le limbe de la feuille à la tige.

Tous les organes végétatifs d'une plante peuvent être réduits, voire absents.

Lorsque le limbe est absent, les stipules peuvent atteindre de grandes dimensions.

Chez les plantes carnivores, ce sont les feuilles qui, par des adaptations particulières, capturent de petits animaux.

La forme des feuilles peut varier selon le moment où la plante les produit.

Une même plante peut porter au même moment des feuilles de formes différentes.

Les caractères de la préfoliation ont une valeur systématique.

Les feuilles sont réparties au hasard sur la tige.

Les feuilles tristiques sont insérées par trois au même noeud.

pour en savoir plus...

Sur la phyllotaxie et sur la phytomathématique

GUINOCHET, M. (1965) *Notions fondamentales de Botanique générale*. Masson, Paris.

JEAN, R. V. (1983) Le phénomène de la phyllotaxie des plantes. *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, Paris. 13e Série, 5:45-46.

JEAN, R. V. (1985) Modèles descriptifs et explicatifs des patterns observés chez les plantes. Chapitre III, p.36, dans *Quelques recherches en biomathématique*. Cahiers de l'ACFAS, 26.

JEAN, R. V. (1986) Théorème central et développements récents dans l'étude des patterns observés chez les plantes. Chapitre VII, p.79, dans *Biomathématiques*. Cahiers de l'ACFAS, 45.

JEAN, R. V. (1988) Phyllotactic generation. A Conceptual Model. *Annals of Botany*, 61: 293-303.

JEAN, R. V. (1989) Phyllotaxis reappraisal. *Journal canadien de botanique*, 67: 3103-3107.

l'inflorescence

Le terme **inflorescence** désigne la *disposition générale des fleurs sur la tige d'une plante*. Il peut également s'appliquer à un *ensemble de fleurs* diversement groupées.

Cette disposition peut être *caractéristique d'une espèce, d'un genre, voire de familles entières* comme les Apiacées, dont la Carotte (*Daucus carota*), le Carvi (*Carum carvi*), et les Astéracées, avec le Pissenlit (*Taraxacum officinale*), l'Artichaut (*Cyanara scolymus*), etc., dont les inflorescences sont respectivement des ombelles et des capitules.

Certaines espèces portent des **fleurs isolées** qui peuvent être:

- soit **terminales**, cas assez rare se rencontrant notamment chez la Tulipe (*Tulipa*) (figure 5.1), chez le Pavot (*Papaver*) et chez la Nigelle (*Nigella*),
- soit **axillaires** ou **latérales**, cas plus fréquent et dont la Pervenche (*Vinca minor*) (figure 5.2) ainsi que la Capucine (*Tropaeolum majus*) sont des exemples.

Les **inflorescences** sont caractérisées par la *ramification d'un axe principal dont les divers rameaux se terminent par une fleur*. Ces ramifications (figures 3.8, 3.9 et 3.10) sont du type monopodial ou sympodial mais il est souvent plus aisé de les caractériser que dans les parties végétatives.

5.1 Pédoncule floral, pédicelle, bractées et bractéoles

Dans l'inflorescence, la tige et ses ramifications deviennent les **pédoncules**. Toutefois, les ramifications ultimes, porteuses d'une seule fleur sont des **pédicelles**. En l'absence de pédicelle, les fleurs directement insérées sur le pédoncule sont **sessiles**. La **hampe florale** est une longue tige non feuillée, terminée par une fleur ou par une inflorescence. Elle est généralement émise par une plante acaule comme le Pissenlit (*Taraxacum*) et l'Agave (figure 12 .23).

Chaque ramification de l'inflorescence est sous-tendue par une feuille différenciée: la **bractée**. Entre celle-ci et la fleur, sont parfois insérées une ou deux pièces foliacées généralement peu développées, appelées **préfeuilles** ou **bractéoles** (figure 5.3).

Les **bractées** sont des feuilles plus ou moins modifiées, plus réduites et de forme plus simple que les feuilles végétatives. Elles font d'habitude totalement défaut dans la famille des Brassicacées et chez certaines Apiacées. Plus rarement, elles atteignent de grandes dimensions; elles peuvent également être colorées comme chez les Broméliacées, famille de l'Ananas, chez certaines Euphorbiacées,

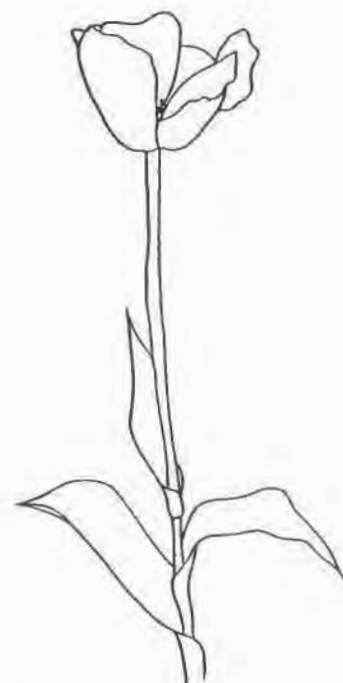


Figure 5.1
Fleur isolée terminale de Tulipe.

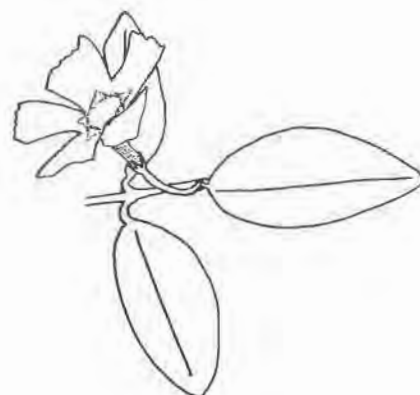


Figure 5.2
Fleur isolée axillaire ou latérale de Pervenche.

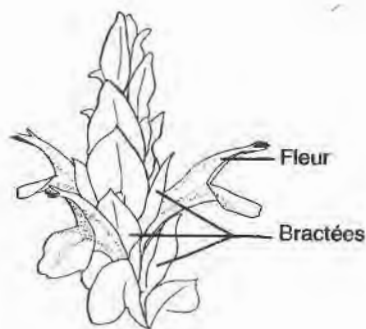


Figure 5.4
Bractées de grandes dimensions et de couleur jaune vif de la Plante sucré d'orge; les fleurs sont blanches.

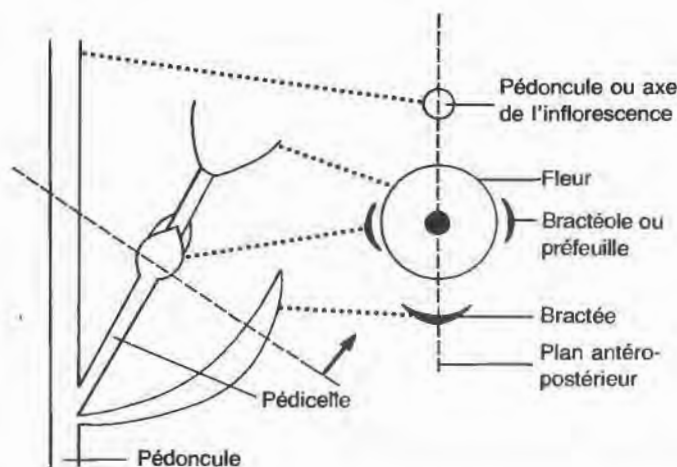


Figure 5.3
Portion d'inflorescence montrant la disposition de la bractée et des bractéoles par rapport à une fleur chez les Dicotylédones.

chez les Nyctaginacées, comme la Bougainvillée (*Bougainvillea spectabilis*), et chez les Acanthacées, comme la Plante sucré d'orge, (*Pachystachys lutea*, figure 5.4).

Les **spathes** (figure 5.5, a) constituent un type de bractées particulièrement développées entourant une inflorescence entière, le **spadice**. Elles se rencontrent notamment chez les Palmiers et les Aracées.

Les *Monocotylédones* ne possèdent qu'une seule **bractéole**, c'est la **bractée adossée** qui est opposée à la bractée (figure 5.5, b). Les bractéoles manquent chez les Orchidacées.

Chez les Poacées, l'inflorescence élémentaire est l'**épillet** qui est formé d'un **axe** très court ou **rachis** portant un nombre variable de fleurs aux dimensions très réduites (figure 5.6). À la base de cet axe, deux bractées stériles latérales, les **glumes**, de dimensions inégales sont insérées à des niveaux légèrement différents. Sur le pédicelle, chaque fleur se développe à l'aisselle d'une bractée qui la recouvre complètement, la **glumelle inférieure** ou **lemme**. À l'opposé, se trouve une seconde bractée, la **glumelle supérieure** ou **paléole**. La fleur comporte un pistil et habituellement trois étamines entourés des **glumellules** ou **lodicules** au nombre de deux ou trois; ces pièces

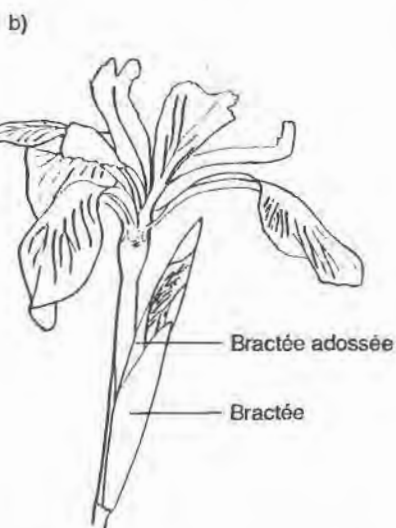
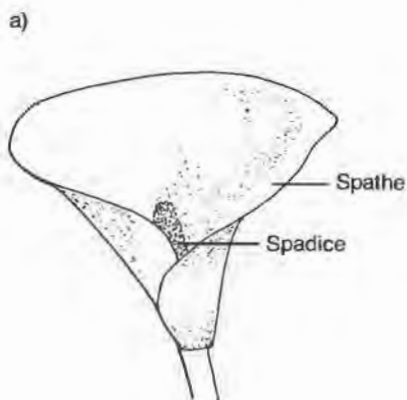


Figure 5.5
Inflorescence (a) d'*Arum* d'Éthiopie et (b) d'Iris.

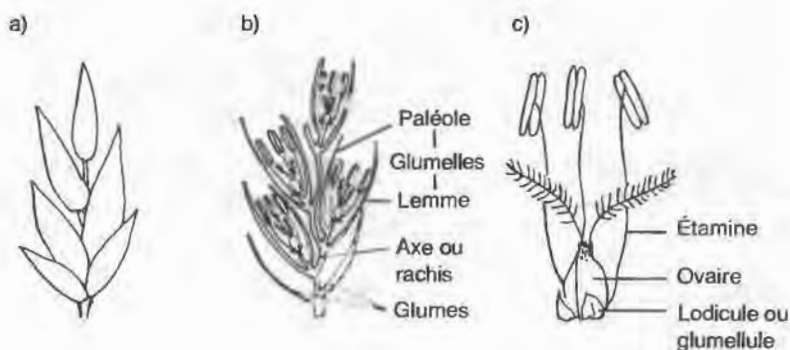


Figure 5.6
Structure de l'épillet des Poacées: (a) vue d'ensemble, (b) en coupe longitudinale; (c) détail d'une fleur.

sont considérées par certains auteurs comme un périanthe rudimentaire.

Chez les *Dicotylédones*, les **bractéoles** sont habituellement au nombre de deux. Elles sont placées latéralement selon un plan transversal, c'est-à-dire perpendiculaire au **plan antéro-postérieur** de la fleur (plan passant par le centre de la fleur et le milieu de la bractée) (figure 5.3). Les représentants de la famille des Renonculacées ne possèdent cependant qu'une bractéole.

5.2 Types d'inflorescences

Deux types principaux d'inflorescences se distinguent d'après le sort réservé au *bourgeon apical*.

- **Inflorescences racémeuses ou indéfinies** (figure 5.7): l'axe principal n'est jamais terminé par une fleur. Son bourgeon fonctionne en théorie indéfiniment. En fait, il s'épuise plus ou moins tôt pour différentes raisons, physiologiques ou climatiques notamment. Ces inflorescences se rattachent au type de ramification **monopodiale** des tiges. Selon que les fleurs y apparaissent de la base vers le sommet ou de l'extérieur vers l'intérieur, les inflorescences sont dites **acropètes** ou **centripètes**.

- **Inflorescences cymeuses ou définies** (figure 5.11): dans ce cas, le *bourgeon de l'axe primaire de l'inflorescence produit rapidement une fleur*, ce qui entraîne l'arrêt de sa croissance. Les axes secondaires, portés généralement en petit nombre par l'axe principal, se termineront eux aussi par une fleur et ainsi de suite. L'inflorescence cymeuse est associée au type de ramification **sympodiale** de la tige.

Les inflorescences décrites ci-dessus sont dites **simples** parce que *chacun des bourgeons axillaires de leur axe principal évolue en fleur*.

Pour certains auteurs, l'inflorescence cymeuse n'est jamais simple car elle est formée de plusieurs axes consécutifs.

Lorsque les *bourgeons axillaires produisent chacun une inflorescence*, il s'agit d'**inflorescences composées**.

5.3 Inflorescences simples

Inflorescences indéfinies

La **grappe** ou **racème** est le type de base de l'inflorescence indéfinie. Ses fleurs y sont pédicellées (le Lupin, *Lupinus*; le Cerisier de Virginie, *Prunus virginiana*; le Muguet, *Convallaria maialis*; la Vesce ou le Jargeau, *Vicia cracca*, figure 5.8).

Plusieurs inflorescences illustrent ce type; elles se distinguent par la longueur relative des pédoncules floraux (figure 5.7):

- l'**épi**, dont les fleurs dépourvues de pédicelle sont sessiles comme dans le genre Plantain (*Plantago*);
- le **spadice** des Aracées, épi à axe souvent charnu et entouré d'une grande bractée, la **spathe** (exemples: le Petit précheur, *Arisaema atrorubens*; le Pied-de-veau, *Arum maculatum*, figure 5.5);

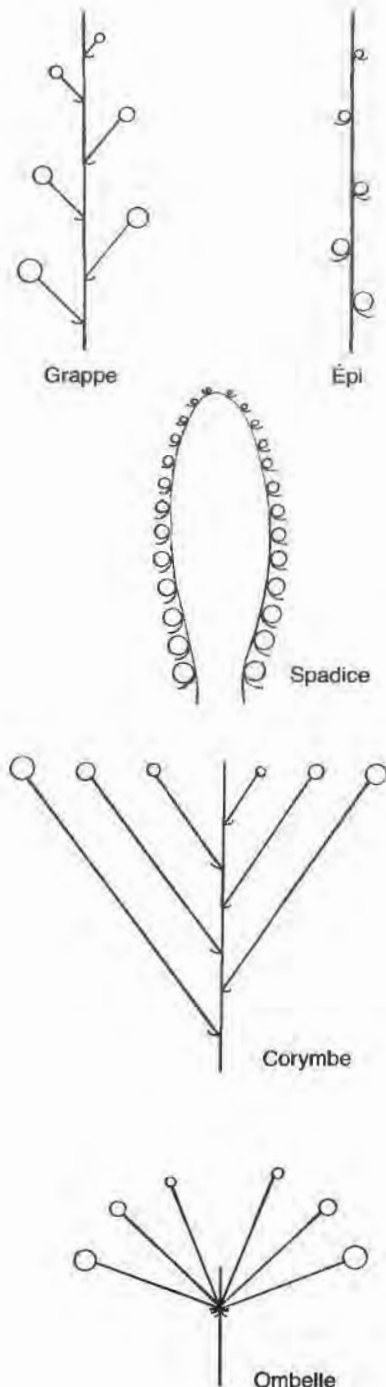


Figure 5.7
Types d'inflorescences indéfinies racémeuses.

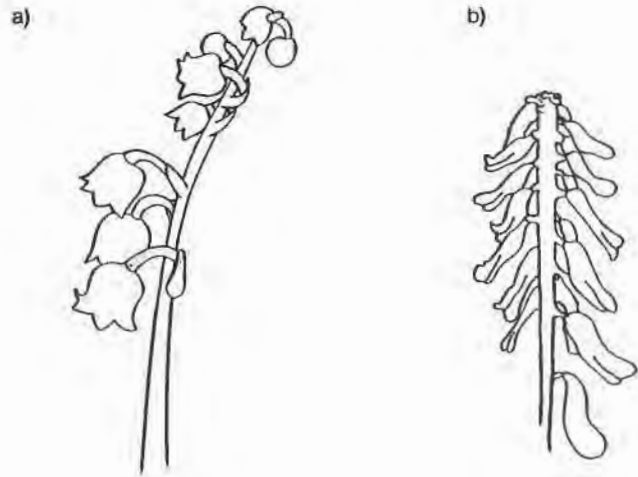


Figure 5.8
Inflorescences racémeuses: (a) du Muguet, (b) de la Vesce.

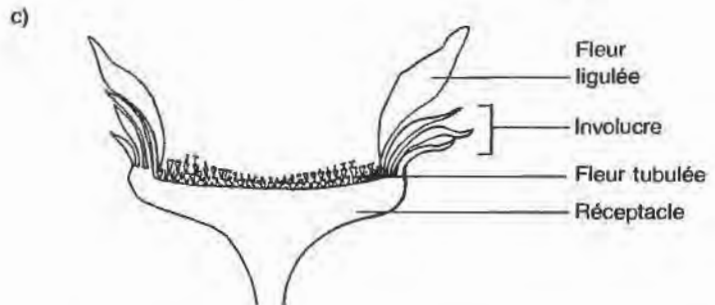
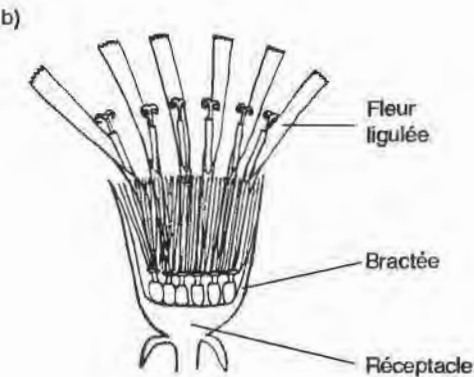
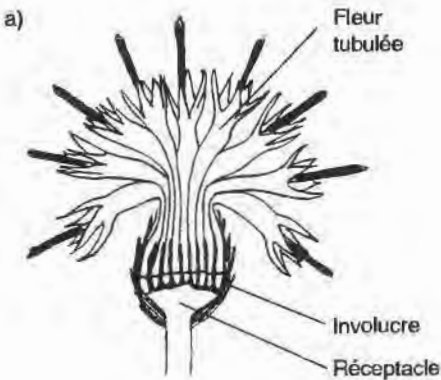


Figure 5.9
Structure du capitule (a) à fleurs tubulées de la Centaurée noire, (b) à fleurs ligulées du Pissenlit et (c) à fleurs tubulées au centre et ligulées en périphérie chez le Tournesol.

- le **corymbe**, la longueur différente des pédoncules floraux amenant sensiblement toutes les fleurs à un même niveau (exemple: *Pyrus*, le Poirier);
- l'**ombelle**, tous les pédoncules floraux étant insérés au même niveau (*Eryngium*, le Panicaut et *Hydrocotyle*, l'Écuelle d'eau, qui sont deux genres d'Apiacées, famille nommée auparavant Ombellifères; la Plante à fleurs de porcelaine, *Hoya carnos*a; l'Asclépiade, *Asclepias syriaca*, le Lierre, *Hedera helix*); les bractées s'y trouvent rassemblées en verticille à la base de l'ombelle et constituent l'**involucre**; les fleurs centrales y sont les plus jeunes;
- le **capitule** (figure 5.9), où toutes les fleurs sont insérées sur un **réceptacle commun** résultant de l'élargissement de l'axe en plateau et entouré de bractées formant un **involucre** (famille des Astéracées: le Pissenlit, *Taraxacum*; l'Artichaut, *Cyanara scolymus*; la Marguerite, *Chrysanthemum leucanthemum*); le **développement y est centripète**, les fleurs les plus anciennes se trouvant à la périphérie et les plus jeunes au centre.

Des stades intermédiaires existent entre les ombelles et les capitules caractéristiques.

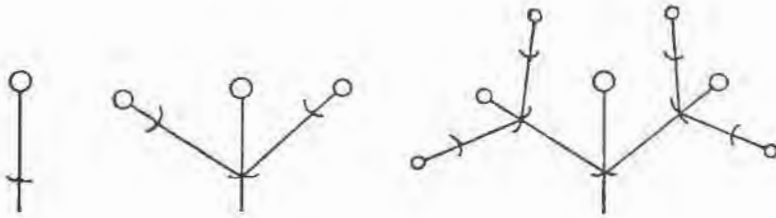


Figure 5.10
Formation des fleurs dans une cyme.

Inflorescences définies

Toutes les fleurs étant terminales dans une cyme, le développement y est *centrifuge* et la fleur la plus ancienne occupe une position centrale dans l'inflorescence (figures 5.10 et 5.11).

Le nombre d'axes secondaires détermine souvent le type de cyme.

- La **cyme multipare** comporte plusieurs axes sous la formation terminale, trois axes, quatre axes ou même plus comme chez certaines Euphorbes (*Euphorbia*).
- La **cyme bipare** provient du développement de deux fleurs de deuxième ordre sous la fleur terminale, à l'aisselle de deux bractées opposées; c'est l'inflorescence des Caryophyllacées, comme le Silène (*Silene cucubalus*, figure 7.15) et l'Oeillet (*Dianthus*) et de la Renoncule (*Ranunculus*, figure 5.12).
- La **cyme unipare**, avec un axe florifère formé à l'aisselle d'une des bractées, se rencontre chez le *Myosotis* et chez les autres Boraginacées. Il en existe plusieurs types notamment la cyme **hélicoïde** et la cyme **scorpioïde** dont les axes successifs alternent ou ne se forment que d'un seul côté de la tige.

Certains auteurs ne s'accordent pas sur les caractéristiques de ces deux derniers types de cyme, ce qui peut provoquer une certaine confusion.

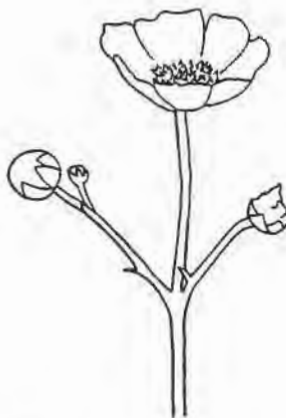
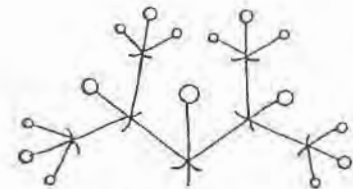
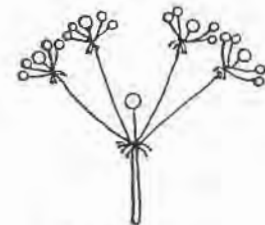


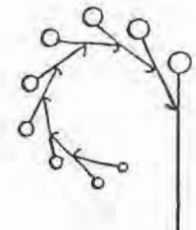
Figure 5.12
Cyme bipare de Renoncule.



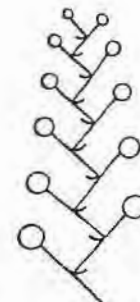
Cyme bipare



Cyme multipare



Cyme scorpioïde



Cyme hélicoïde

Figure 5.11
Types d'inflorescences définies cymeuses.

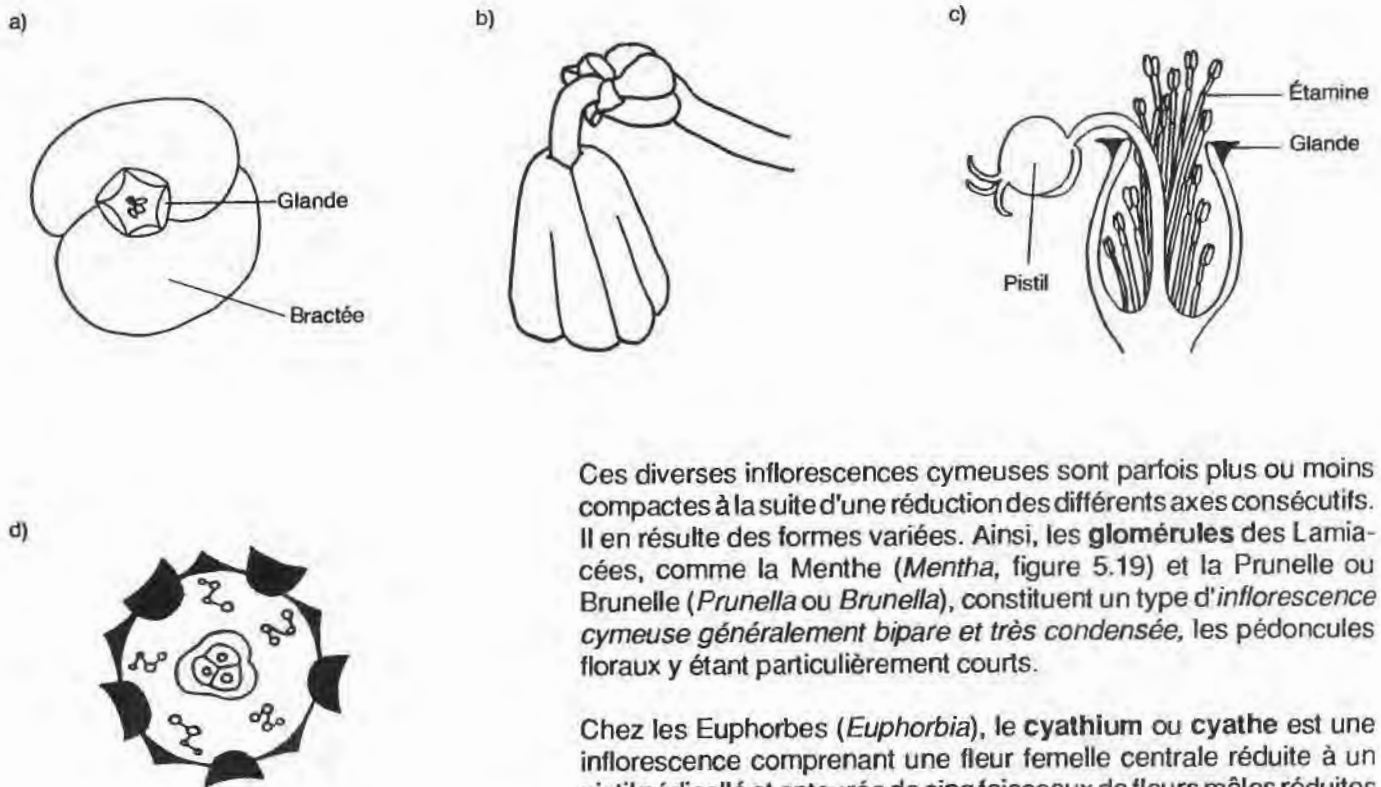


Figure 5.13
Cyathe d'Euphorbiacées: (a) jeune cyathe avec fleurs mâles chez la Couronne d'épines, (b) cyathe âgé montrant le gynécée chez un Poinsettia, (c) schéma d'une coupe longitudinale; (d) diagramme de l'ensemble de l'inflorescence.

Ces diverses inflorescences cymeuses sont parfois plus ou moins compactes à la suite d'une réduction des différents axes consécutifs. Il en résulte des formes variées. Ainsi, les **glomérules** des Lamiacées, comme la Menthe (*Mentha*, figure 5.19) et la Prunelle ou Brunelle (*Prunella* ou *Brunella*), constituent un type d'inflorescence cymeuse généralement bipare et très condensée, les pédoncules floraux y étant particulièrement courts.

Chez les Euphorbes (*Euphorbia*), le **cyathium** ou **cyathe** est une inflorescence comprenant une fleur femelle centrale réduite à un pistil pédicellé et entourée de cinq faisceaux de fleurs mâles réduites à une étamine (figure 5.13). L'ensemble est entouré de bractées soudées en une coupe bordée de glandes. Les cyathes sont souvent groupés en cymes plus ou moins complexes.

Le **cyathe** peut être facilement confondu avec une fleur. Les filets des étamines sont articulés et d'âge décroissant de l'intérieur vers l'extérieur. L'organisation des étamines fait penser à une cyme unipare scorpioïde. Or, la morphologie comparée de plusieurs genres d'Euphorbiacées a permis d'imaginer un processus de réduction où les fleurs staminées, groupées en inflorescences cymeuses, entoureraient une fleur pistillée. Le pédicelle du gynécée correspondrait à celui d'une fleur pistillée nue. Les glandes de l'involucre peuvent être interprétées comme le résultat de la confluence de deux stipules appartenant à deux pièces contiguës.

5.4 Inflorescences composées

Selon que les inflorescences axillaires produisent des inflorescences latérales de même type que l'inflorescence principale ou d'un type différent, les inflorescences composées sont **homogènes** ou **mixtes**.

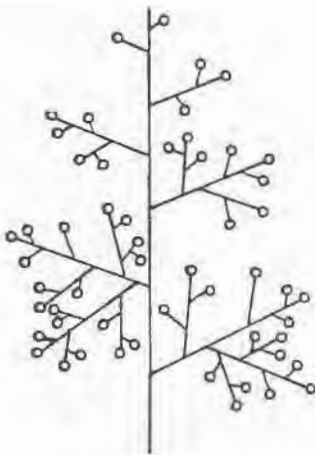


Figure 5.14
Structure d'une panicule.

Inflorescences composées homogènes

Parmi les cas où les bourgeons axillaires donnent naissance à une inflorescence du *même type* que l'axe principal, on peut signaler:

- la **grappe de grappes**;
- la **panicule** (figure 5.14) du type grappe mais à aspect pyramidal, la longueur des rameaux décroissant de la base vers le sommet;
- une **ombelle d'ombellules** dont les pédicelles se forment à l'aisselle de bractées verticillées qui constituent un **involucelle** (de nombreuses Apiacées, figure 5.15);
- un **épi d'épillets**, cas de nombreuses Poacées (le Blé, *Triticum*; le Chiendent, *Agropyron*; l'ivraie, *Lolium*);
- un **capitule de capitules**, (l'Edelweiss, *Leontopodium alpinum*, une Astéracée des hautes montagnes européennes, figure 5.16).

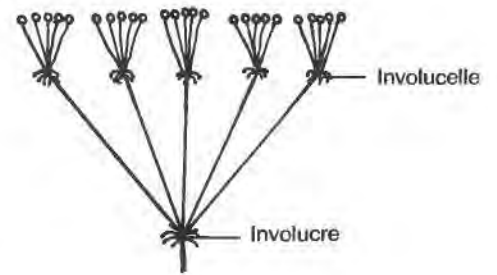


Figure 5.15
Structure d'une ombelle d'ombellules.

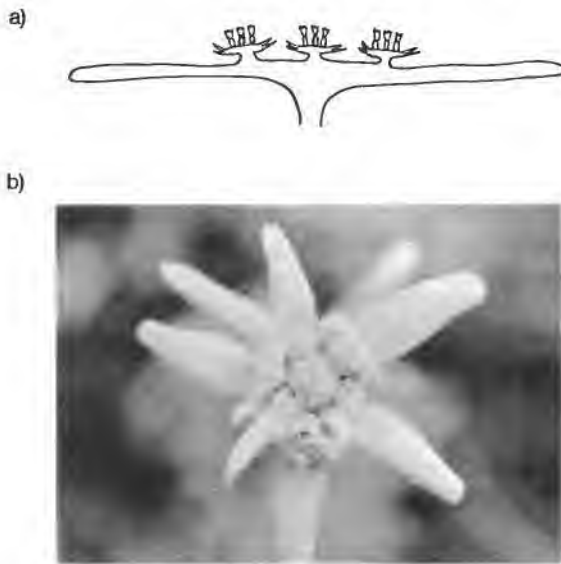


Figure 5.16
Capitule de capitules chez l'Edelweiss: (a) structure. (b) inflorescence vue de face.



Figure 5.17
Grappe de cymes du Marronnier.

Inflorescences composées mixtes

Ici, l'inflorescence principale et les inflorescences axillaires sont de type différent. A titre d'exemples, on peut citer des:

- grappes de cymes ou thyrses (la Vigne, *Vitis*; le Marronnier, *Aesculus hippocastanum*, figure 5.17); le Lilas, *Syringa vulgaris*),
- grappes d'ombelles (le Lierre, *Hedera*),
- panicules d'ombelles (l'Aralie, *Aralia*),
- panicules d'épillets (l'Avoine, *Avena*),
- corymbes de capitules (l'Achillée millefeuille, *Achillea millefolium*) (figure 5.18),
- épis de cymes (l'Aulne, *Alnus*; le Bouleau, *Betula*) ou de glomérules (nombreuses Lamiacées, figure 5.19).



Figure 5.18
Corymbe de capitules d'Achillée millefeuille.



Figure 5.19
Épi de glomérules de la Menthe du Canada.

Le nom de **chaton** devrait être réservé à des inflorescences *simples*, proches des *épis de fleurs unisexuées nues ou rudimentaires* comme ceux du Saule (*Salix*). Beaucoup d'auteurs cependant l'appliquent également à des inflorescences unisexuées *composées*, à axe souple comme celles du Bouleau (*Betula*) et de l'Aulne (*Alnus*)

L'identification des types d'inflorescences est une étude délicate. Par exemple, il existe des inflorescences cymeuses qui, à première vue, rappellent l'un ou l'autre type des inflorescences racémeuses. Dans ces cas, seule une étude comparée approfondie permet une interprétation correcte.

guide d'étude

Définir ou décrire

- inflorescence
- fleur isolée terminale
- fleur isolée axillaire ou latérale

5.1 pédoncule

- pédicelle
- bractée
- hampe florale
- préfeuille ou bractéole
- spathe
- spadice
- bractée adossée
- épillet
- axe
- rachis
- glume
- glumelle inférieure ou lemme
- glumelle supérieure ou paléole
- glumellule ou lodicule
- plan antéro-postérieur de la fleur

5.2 inflorescence racémeuse ou indéfinie

- grappe acropète
- grappe centripète
- inflorescence cymeuse ou définie

inflorescence simple
inflorescence composée

5.3 grappe ou racème

épi
spadice
corymbe
ombelle
involucre
capitule
réceptacle du capitule
involucre
cyme
cyme multipare
cyme bipare
cyme unipare
cyme hélicoïde
cyme scorpioïde
glomérule
cyathe ou cyathium

5.4 inflorescence composée homogène

inflorescence composée mixte
grappe de grappes
panicule
ombelle d'ombellules
involucelle
épi d'épillets
capitule de capitules
grappe de cymes ou thyrses
grappe d'ombelles
panicule d'épillets
corymbe de capitules
épi de cymes
épi de glomérules
chaton

Quelques questions

Qu'est-ce qu'une inflorescence?

Identifier les types d'inflorescences de la figure 5.20

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Les types d'inflorescences sont caractéristiques des familles.

Chez une même plante, les ramifications de la tige et de l'inflorescence sont du même type.

Les fleurs isolées axillaires sont plus fréquentes que les fleurs isolées terminales.



Figure 5.20
Quelques types d'inflorescences: (a) de la Plante à fleurs de porcelaine, (b) du Lupin, (c) du Poirier (a et c, photos P. Demalsy).

La grappe illustre un type de ramification sympodiale des tiges.

La cyme se rattache au type de ramification monopodiale de la tige.

Dans les inflorescences simples, chacun des bourgeons axillaires de l'axe principal évolue en inflorescence.

Lorsque les bourgeons axillaires évoluent en fleurs, ils produisent des inflorescences composées.

Les bractées font défaut chez certaines familles.

Chez les Dicotylédones, les bractéoles sont habituellement au nombre de deux.

Dans les inflorescences, les fleurs sont toujours portées par un pétiole.

La spathe est une inflorescence entourée d'un spadice.

L'involucre est une inflorescence dont toutes les fleurs se situent dans un même plan.

Le thyrs, l'épi, le chaton, le spadice, le corymbe, l'ombelle et le capitule sont des inflorescences reliées au type grappe.

Dans la cyme, le développement est souvent centrifuge.

Dans les glomérules, les fleurs sont toutes insérées au même niveau.

structure générale de la fleur

Avant d'entreprendre l'étude de la fleur, il convient de souligner l'importance de cet organe dans la *classification des Angiospermes*. Les caractères végétatifs, parfois très significatifs, comme le port de certaines plantes (Palmiers, Poacées, très nombreuses Gymnospermes), la phyllotaxie, la présence ou l'absence de stipules, la forme du limbe sont souvent caractéristiques d'un groupe végétal. Mais les *caractères de l'appareil reproducteur*, comme la morphologie florale et la structure des fruits, sont moins sujets à variation en fonction de facteurs tels que l'environnement. C'est cependant le mécanisme de la *reproduction* lui-même qui est le plus constant (voir la 3^e partie). Ces caractères sont donc essentiels : ils constituent véritablement *les fondements de la classification de l'ensemble des végétaux et des Spermatophytes en particulier*.

6.1 Constitution générale

Chez les fleurs dites *complètes*, le **réceptacle** (extrémité élargie du pédoncule floral) porte généralement *quatre verticilles de pièces* (figure 6.1) soit, de l'extérieur vers l'intérieur, le calice, la corolle, l'androcée et le gynécée ou pistil.

Le **calice** comprend des pièces chlorophylliennes, les **sépales**.

La **corolle** est constituée de pièces non chlorophylliennes, diversement colorées, les **pétales**.

Ces deux verticilles constituent le **périanthe** et remplissent un *rôle protecteur*.

L'**androcée** formé d'**étamines** est la partie mâle de la fleur. Chaque étamine possède un **filet** surmonté par un massif élargi, l'**anthère**, qui produit les **grains de pollen**.

Le **pistil** ou **gynécée** disposé au centre de la fleur comprend l'**ovaire**, cavité close abritant un ou plusieurs **ovules**, surmonté d'une partie amincie, le **style**, au sommet duquel se trouve le **stigmate**. Chez les Angiospermes, celui-ci est la seule région présentant les conditions nécessaires à la *germination des grains de pollen*.

À cet ensemble peuvent s'ajouter, chez les fleurs nectarifères, des **nectaires** diversement localisés qui sont des formations sécrétant le **nectar**, un liquide sucré recherché par les insectes. Leur forme et leur nombre varient selon les espèces. Présents surtout dans les fleurs, les nectaires se rencontrent parfois sur d'autres organes surtout sur les feuilles ; ce sont des **nectaires extrafloraux**.

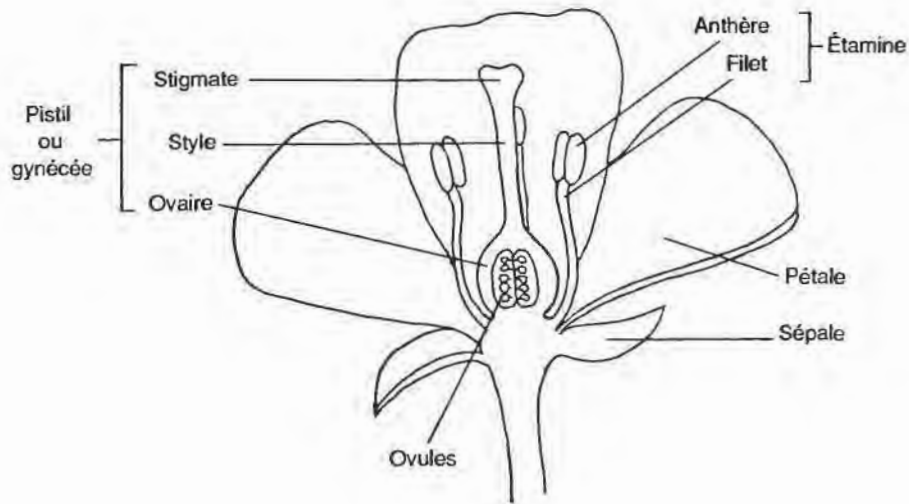


Figure 6.1
Constitution générale de la fleur.

6.2 Schéma théorique de la fleur

Si l'ensemble des fleurs présente une très grande variété de structures, on peut cependant en dégager un schéma qui servira de base à l'étude théorique de la fleur (figure 6.2).

Dans ce schéma, les quatre verticilles floraux possèdent les caractères suivants:

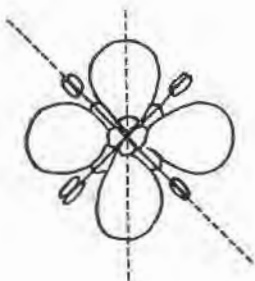
- ils sont **isomères**, c'est-à-dire constitués du même nombre de pièces, 4 par exemple; ces pièces sont *indépendantes les unes des autres*;
- les pièces des divers verticilles *alternent avec celles des verticilles voisins*;
- tous les verticilles sont *concentriques et superposés dans un ordre constant*.

L'organisation d'une fleur peut être représentée par un **diagramme floral** (figure 6.2). Celui-ci est obtenu en considérant une *section transversale de fleur* et en projetant dans un même plan les sections des divers verticilles situés à des niveaux légèrement différents dans la fleur.

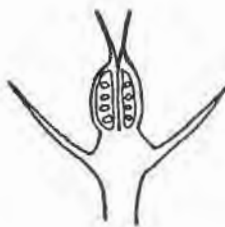
Le diagramme floral est complété en y représentant en plus l'*axe de l'inflorescence* par un point et la *bractée sous-tendante* par un trait.

Figure 6.2
Fleur de formule florale $S_4 P_4 A_4 G_4$, vue (a) de face, (b) en coupe longitudinale, selon le plan antéro-postérieur, (c) selon un plan oblique; (d) son diagramme floral.

a) Plan antéro-postérieur



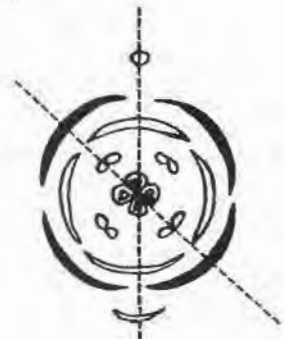
b)



c)



d)



Le **plan antéro-postérieur** de la fleur passe à la fois par le milieu de la bractée, le centre de la fleur et l'axe de l'inflorescence (figure 6.2).

L'étude complète de la fleur comporte également *l'examen de sa coupe longitudinale* et sa **formule florale**. La formule florale permet d'exprimer brièvement l'organisation des fleurs et d'en faciliter la comparaison avec celle d'autres unités systématiques. Dans cette formule, *chaque cycle est désigné par la ou les première(s) lettre(s) du verticille ou des pièces qui le constituent, accompagnée du nombre de pièces*; la lettre n ou le symbole ∞ remplace ce nombre s'il est élevé, par exemple:

$$CA^5 CO^5 A^\infty G^\infty \text{ ou } 5S + 5P + nE + nC$$

D'autres symboles, dont plusieurs ne seront bien compris qu'à la fin de l'étude de cette partie, apportent des précisions sur certaines structures florales. Deux systèmes de symboles sont représentés dans le tableau 6.1.

Les *variations* de la structure de la fleur schématique concernent:

- le réceptacle,
- le mode d'insertion des pièces florales,
- la structure des différents verticilles floraux.

Elles peuvent entraîner une *modification de la symétrie florale*.

Tableau 6.1
Exemples des symboles utilisés dans les formules florales.

Selon Jones & Luchsinger		Selon Guinochet	
CA	calice	S	sépales
CO	corolle	P	pétales
A	androcée	T	tépales
G	gynécée	E	étamines
		C	carpelles
		$\oplus$	actinomorphe
		$\cdot$	zygomorphe
CAZ	calice zygomorphe		
COZ	corolle zygomorphe		
CO(Z)	corolle parfois zygomorphe		
$\overline{G}$	ovaire supère		
$\underline{G}$	ovaire infère		
$\overline{\underline{G}}$	ovaire supère ou infère		
4+2	4 dans le verticille externe et 2 dans l'autre		
2-3	2 ou 3		
x	variable		
∞	nombreux		
()	exceptionnel		
O	soudé		
$\cap$	la partie supérieure soudée		
$\cup$	la partie inférieure soudée		
Par exemple:			
CO ⁰	apétale		
4(5)	4 rarement 5		
G ³	gynécée à 3 carpelles soudés		

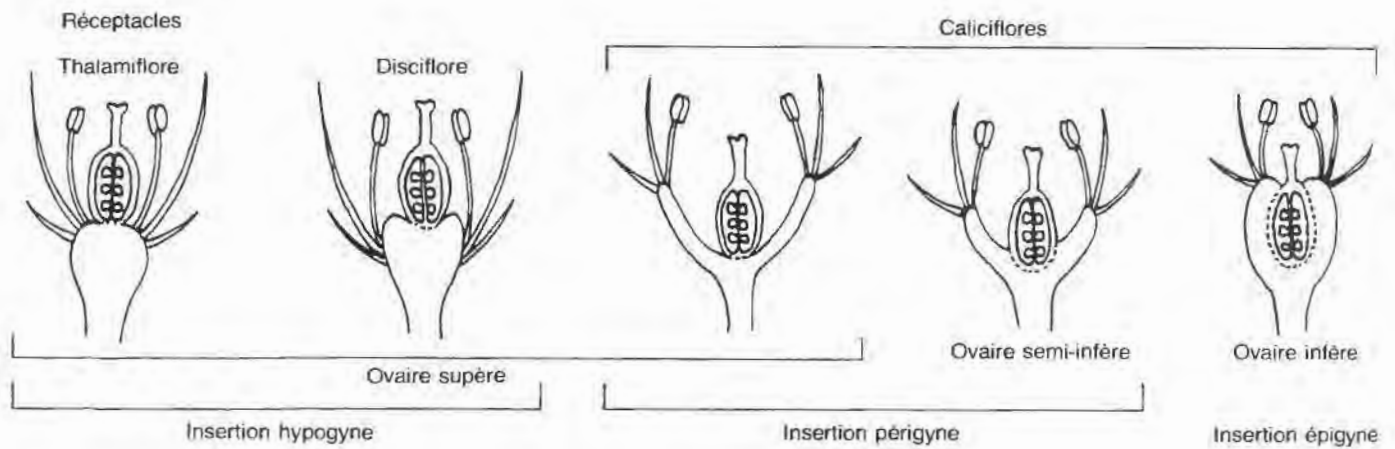


Figure 6.3
Types de réceptacles et d'insertions des pièces florales.

6.3 Types de réceptacles

Si le réceptacle est *fréquemment plan*, il peut également présenter des particularités qui caractérisent de vastes groupes systématiques. De ce fait, il constitue *un critère systématique important*.

Parmi les types principaux, on notera (figure 6.3):

- le type **thalamiflore** de la sous-classe des Magnolioidées comme le Magnolia (*Magnolia*), la Renoncule (*Ranunculus*, figure 6.4) et les Nénuphars (*Nuphar* et *Nymphaea*); ce réceptacle, qui est *convexe*, est le *thalamus*; les pièces florales y sont insérées à des *niveaux différents*;
- le type **disciflore** caractérisé par la présence d'un *épaississement souvent nectarifère en forme de disque* à l'intérieur de la corolle et qui se rencontre notamment chez les Géraniacées (*Geranium* et *Pelargonium*), les Capucines (*Tropaeolum*), les Balsamines (*Impatiens*), les Acéracées (l'Érable, *Acer*), la Vigne (*Vitis*) ainsi que les Rutacées comme l'Oranger et le Citronnier (*Citrus*);
- le type **caliciflore** dans lequel le *réceptacle concave forme une coupe* provenant de la soudure, à leur base, des sépales, pétales et étamines qui paraissent insérés sur le bord de la coupe dont les carpelles occupent le fond; ce type se rencontre dans un grand nombre de familles importantes, dont les Rosacées (le Prunier et le Cerisier, *Prunus*, figure 6.5; le Rosier, *Rosa*; le Pommier, *Malus*), les Apiacées (la Carotte, *Daucus carota*; la Ciguë, *Conium*; le Carvi, *Carum carvi*) et les Cornacées (le Cornouiller, *Cornus*).

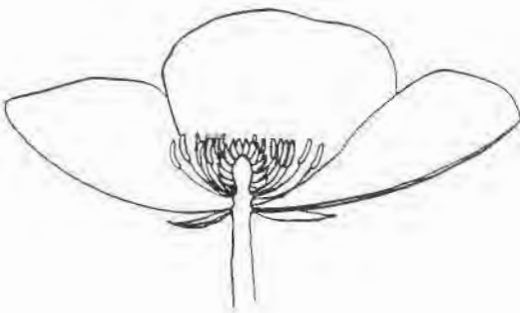


Figure 6.4
Coupe longitudinale dans une fleur de Renoncule âcre à réceptacle thalamiflore.

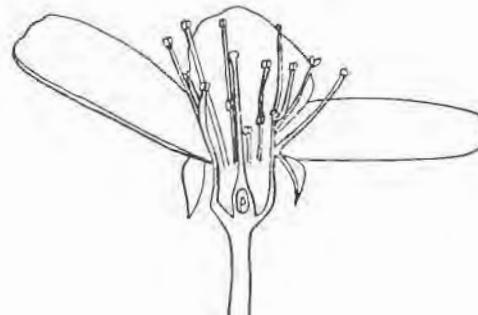


Figure 6.5
Coupe longitudinale dans une fleur de Cerisier à réceptacle caliciflore.

6.4 insertion des pièces florales

Le mode d'insertion des pièces florales permet de distinguer :

- des **fleurs spirales** ou **acycliques**, dans lesquelles les pièces sont insérées en spirale sur l'axe floral ;
- des **fleurs cycliques**, où les pièces sont disposées en verticilles successifs très rapprochés; le nombre de verticilles floraux permet de distinguer le plus souvent des fleurs **tétracycliques** et **penta-cycliques** comprenant respectivement quatre et cinq verticilles de pièces florales.

Les fleurs spirales sont généralement considérées comme primitives; elles se rencontrent notamment chez les Cactacées, les Magnoliacées, les Nymphéacées et les Renonculacées. Des formes intermédiaires les relient au type cyclique.

Dans la fleur cyclique, les différents verticilles sont séparés par un intervalle habituellement faible. Rarement, cet intervalle devient relativement important. Chez l'Oeillet (*Dianthus*), le calice et la corolle sont séparés l'un de l'autre par une portion d'axe floral formant un **anthophore** (figure 6.6). Si l'intervalle se situe entre l'androcée et le gynécée ou entre la corolle et l'androcée, on parlera respectivement de **gynophore** et d'**androgynophore** (figures 6.7 et 6.8).

Un verticille est appelé **dimère**, **trimère**, **tétramère** ou **pentamère** selon qu'il est constitué de deux, trois, quatre ou cinq pièces. Les mêmes termes s'appliquent à la fleur dont tous les verticilles ou même la plupart d'entre eux comportent ce nombre de pièces.

Les différentes positions du gynécée par rapport au réceptacle permettent de distinguer plusieurs types de fleurs (figure 6.3).

- Si le gynécée, indépendamment des autres pièces florales, s'insère sur le même plan ou légèrement plus haut que celles-ci, l'ovaire est **supère** et l'insertion des autres pièces de la fleur est **hypogyne** (la Renoncule, *Ranunculus*; le Lis, *Lilium*; l'Oeillet, *Dianthus*).
- Lorsque le centre du réceptacle se creuse en forme de coupe et entraîne avec lui le gynécée qui reste libre, l'ovaire reste **supère** mais l'insertion des autres pièces florales est **périgyne** (nombreuses Rosacées, dont le Cerisier, *Prunus cerasus*, figure 6.5 et les Rosiers, *Rosa*, où la structure ressemble à celle d'un ovaire infère, figure 13.15).
- Il s'agit également d'insertion **périgyne** lorsque la base de l'ovaire s'enfonce partiellement dans les tissus du réceptacle mais, dans ce cas, l'ovaire devient **semi-infère** (certains Saxifragées, *Saxifraga*).
- Avec l'accentuation de la dépression du réceptacle, l'ovaire devient totalement entouré par le réceptacle, leurs deux parois se soudent. Dans ce cas, l'ovaire est **infère** et la fleur est à insertion **épigyne**. Ce type d'organisation florale se rencontre par exemple chez les Orchidacées, les Iridacées, les Apiacées, les Astéracées, dans les fleurs femelles de Bégonia (*Begonia*), chez de nombreuses Rosacées (le Pommier, *Malus*; le Poirier, *Pyrus*; etc.). L'ovaire infère caractérise les familles très évoluées.

Certains auteurs considèrent toutefois que l'ovaire est **semi-infère** voire **infère**, dès que l'insertion du gynécée se trouve plus bas que le bord du réceptacle même si l'ovaire n'adhère à ce dernier que par sa base.

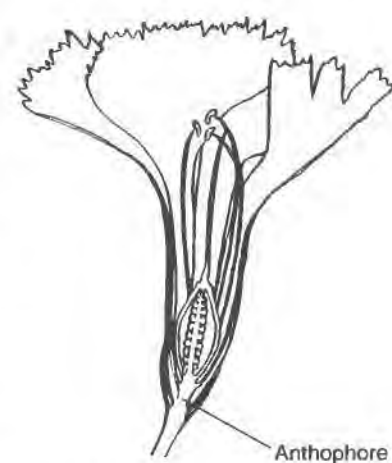


Figure 6.6
Coupe dans une fleur d'Oeillet montrant l'anthophore.

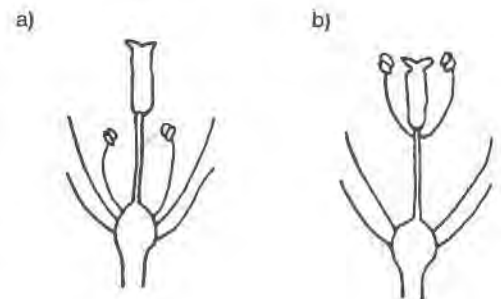


Figure 6.7
Schéma illustrant la position (a) du gynophore et (b) de l'androgynophore.

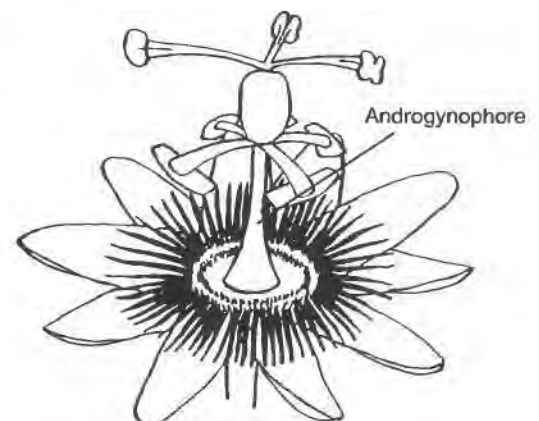


Figure 6.8
Fleur de Passiflore.

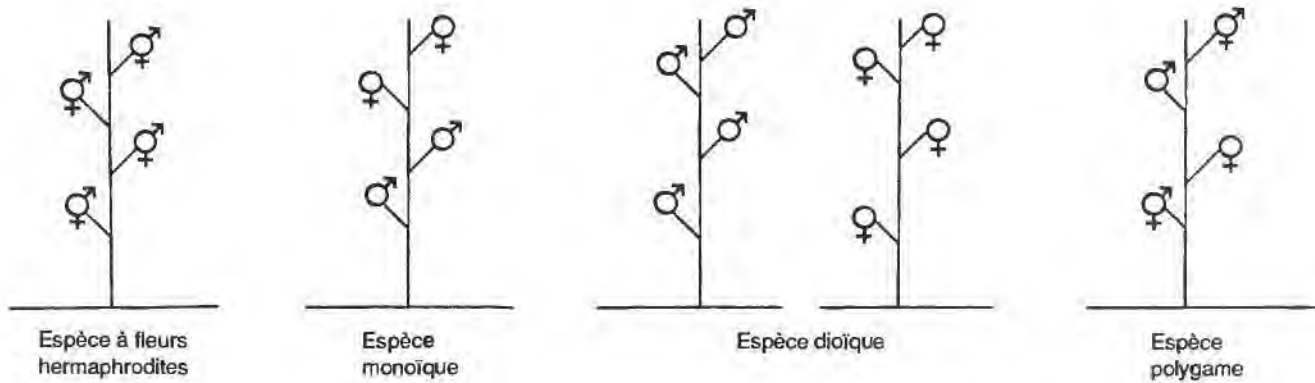


Figure 6.9

La répartition des sexes dans les fleurs, sur les individus et chez les espèces; ♂♀, fleur hermaphrodite; ♂, fleur mâle; ♀, fleur femelle.

6.5 Répartition des sexes dans les fleurs et sur les individus

La répartition des étamines et des carpelles permet d'importantes distinctions au niveau des fleurs, des individus et des espèces.

Une **fleur hermaphrodite** possède à la fois un androcée et un gynécée. Une **fleur unisexuée** ne possède qu'un androcée ou qu'un gynécée. Si l'androcée est seul présent, il s'agit d'une **fleur staminée** ou **fleur mâle**. Si la fleur ne possède qu'un gynécée, c'est une **fleur pistillée** ou **fleur femelle**.

Une **espèce est dioïque** (figure 6.9) si chacun de ses individus ne porte que des fleurs mâles **ou** des fleurs femelles. La **diœcie** ou **diécie** se rencontre par exemple chez le Saule (*Salix*), le Houblon (*Humulus*) et le Chanvre (*Cannabis*).

Les **espèces monoïques**, elles aussi, ne produisent que des fleurs unisexuées mais **chaque individu porte à la fois des fleurs mâles et des fleurs femelles**. La **monoecie** ou **monécie** peut être illustrée par le cas du Bouleau (*Betula*), de l'Aulne (*Alnus*) et du Ricin (*Ricinus*).

Chez les **espèces polygames**, **chaque individu porte à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs unisexuées, mâles et femelles**, comme chez de nombreuses Astéracées.

Cette nomenclature relative à la répartition des pièces sexuelles fait abstraction des caractères du périanthe et en est totalement indépendante.

En raison de l'absence de fleurs hermaphrodites chez les Gymnospermes, ce groupe ne possède que des espèces monoïques comme les Pins (*Pinus*) ou dioïques comme les Genévriers (*Juniperus*).

6.6 Variations des verticilles floraux

Les Angiospermes présentent une grande variété de fleurs dont l'organisation est conforme à celle du schéma théorique de la fleur ou s'en écarte d'une manière plus ou moins prononcée:

- une ou plusieurs pièces peuvent être absentes à l'intérieur d'un ou de plusieurs verticilles, notamment dans le gynécée;
- un ou plusieurs verticilles peuvent manquer;
- des pièces ou des verticilles entiers peuvent se dédoubler. Ce phénomène, plus rare que les deux précédents, est recherché en horticulture.

Ces variations seront examinées dans l'étude particulière de chaque verticille floral.

6.7 Symétrie florale

Le schéma général de la fleur qui a fait l'objet de cette étude fondamentale est **symétrique** par rapport à son plan antéro-postérieur et au plan d'insertion de chaque pièce florale. Toute fleur qui présente ces caractères est **actinomorphe** ou **régulière**.

Dans les autres cas, il s'agit de fleurs **irrégulières** où l'on distingue deux cas.

La fleur **zygomorphe** ne présente qu'un seul plan de symétrie par suite du développement particulier (hyperdéveloppement, réduction ou disparition) de l'une ou l'autre de ses pièces. Ce plan correspond généralement au plan antéro-postérieur de la fleur comme chez les Lamiacées (figure 6.10), la Pensée et la Violette (*Viola*), toutes les Fabacées comme le Pois (*Pisum*) et le Haricot (*Phaseolus*).

Chez les Solanacées comme la Tomate (*Solanum lycopersicum*), la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*), la zygomorphie florale découle de la position oblique des deux carpelles par rapport au plan antéro-postérieur (figure 6.11).

La fleur **asymétrique** (figure 6.12) est *dépourvue de tout plan de symétrie* comme dans la famille des Valérienacées (la Valériane, *Valeriana*).

6.8 Nature de la fleur

Malgré les nombreuses études dont la fleur a fait l'objet, sa nature n'est pas encore élucidée. Cet organe est le résultat d'une évolution dans le temps mais les documents paléontologiques permettant l'interprétation précise de cette structure délicate sont pratiquement inexistantes.

Plusieurs théories ont été avancées pour comprendre la fleur. GOETHE (1790) en élabora la première qui est restée classique, la **théorie des métamorphoses**, selon laquelle la fleur est un court rameau et les pièces florales, des feuilles modifiées. Cette théorie a connu des

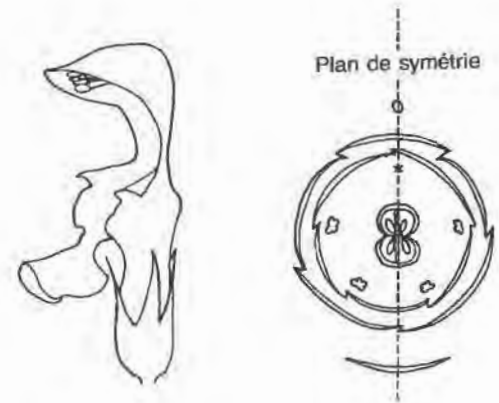


Figure 6.10
Fleur zygomorphe et diagramme floral de Lamiacées.

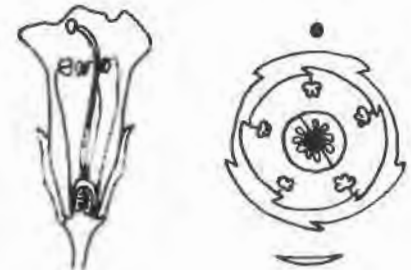


Figure 6.11
Fleur zygomorphe et diagramme floral de Solanacées.

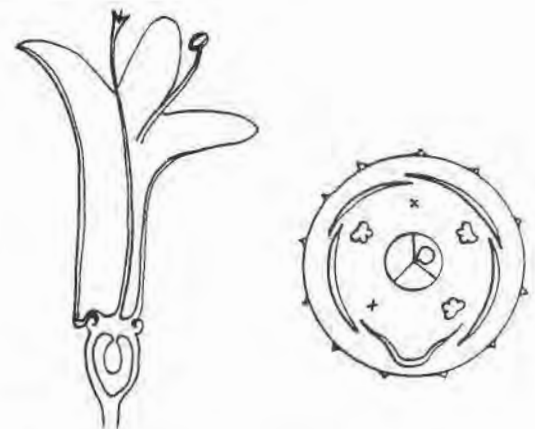


Figure 6.12
Fleur asymétrique et diagramme floral de Valériane.

partisans et des adversaires convaincus. D'autres théories ont été proposées comme, par exemple, celle de PLANTEFOL et BUVAT, basée sur des observations ontogénétiques. D'après ces auteurs, la fleur et les pièces qui la constituent sont des organes propres aux Angiospermes, dérivant d'un méristème particulier qui est activé au moment de sa transformation en méristème floral (voir la 5e partie).

guide d'étude

Définir ou décrire

6.1 réceptacle

verticille floral
calice
sépal
corolle
pétale
périanthe
androcée
étamine
filet
anthère
grain de pollen
pistil ou gynécée
ovaire
ovule
style
stigmate
nectaire
nectar
nectaire extrafloral

6.2 verticille isomère

diagramme floral
plan antéro-postérieur de la fleur
formule florale

6.3 type thalamiflore

thalamus
type disciflore
type caliciflore

6.4 fleur spiralée ou acyclique

fleur cyclique
verticille dimère
verticille trimère
verticille tétramère
verticille pentamère
anthophore
gynophore
androgynophore

ovaire supère
insertion hypogyne
ovaire semi-infère
insertion périgyne
ovaire infère
insertion épigyne

6.5 fleur hermaphrodite

fleur unisexuée
fleur mâle ou staminée
fleur femelle ou pistillée
espèce dioïque
dioecie ou diécie
espèce monoïque
monoecie ou monécie
espèce polygame

6.7 fleur symétrique

fleur actinomorphe ou régulière
fleur irrégulière
fleur zygomorphe
fleur asymétrique

6.8 théorie des métamorphoses

Quelques questions

Quels sont les caractères du schéma théorique de la fleur?

En quoi certaines fleurs peuvent-elles s'écarter de ce modèle?

Quels sont les différents types de fleurs définis en fonction des organes reproducteurs qu'elles possèdent?

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Le stigmate est la seule région de la plante favorable à la germination des grains de pollen.

Lorsque le réceptacle est de type thalamiflore, les pièces florales sont insérées à des niveaux différents.

Une fleur tétracyclique comporte quatre pièces par verticille.

Les expressions "fleurs à insertion hypogyne" et "fleur à ovaire infère" désignent une même organisation florale.

Chez les espèces dioïques, chaque individu porte à la fois des fleurs mâles et des fleurs femelles.

Une fleur monoïque possède un androcée et un pistil.

Une espèce dont tous les individus ne portent que des fleurs mâles ou des fleurs femelles est unisexuée.

Les pièces florales sont des feuilles modifiées.

le périgone

Biologiquement, le périgone est la *partie stérile de la fleur*. Il est typiquement composé de deux formations: le **calice** et la **corolle**. Certaines fleurs sont dépourvues de pièces stériles et ne possèdent que des organes reproducteurs, soit l'androcée et le pistil, soit l'androcée ou le pistil: ce sont les **fleurs nues** (figure 7.1).

Chez les Dicotylédones, ces fleurs se rencontrent notamment chez les Saules (*Salix*), le Piment royal ou Myrique baumier (*Myrica gale*) et la Comptonie (*Comptonia*). Chez les Monocotylédones, ce type de fleur est normal chez de nombreuses Cypéracées dont la Laiche (*Carex*) et chez de nombreuses plantes aquatiques totalement immergées, d'eau douce comme certains Potamots (*Potamogeton*) et la Zannichellie (*Zannichellia*) ou marines: la Posidonie (*Posidonia*) et les Zostères (*Zostera*).

7.1 Le calice

Le calice est constitué de *pièces généralement vertes*, les **sépales**, dont la structure est celle d'un limbe de feuille. Le calice assure l'*assimilation chlorophyllienne*. Cependant, en raison de sa position, le calice joue surtout un *rôle protecteur* à l'égard des autres pièces florales.

Parfois, les sépales ont l'aspect et la structure de pétales: ils sont **pétaloïdes**. L'ensemble formé par ces pièces pétaloïdes (sépales et pétales) ou **tépales** constitue le **périgone**. Cette organisation se rencontre chez le Lis (*Lilium*) et la Tulipe (*Tulipa*, figure 7.2).

Le nombre de sépales peut être constant pour un vaste groupe:

- 3 chez la plupart des Monocotylédones,
- 5 chez les Dicotylédones, sauf 2 ou 3 chez certaines Papavéracées et 4 chez les Brassicacées et les Rubiacées.

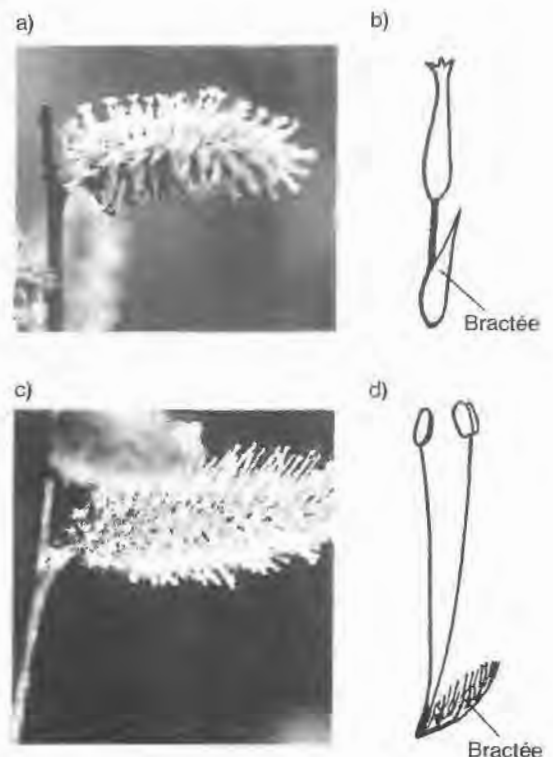
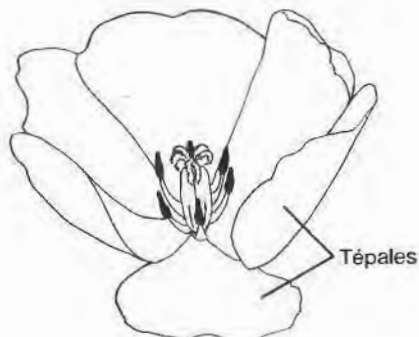


Figure 7.1
Fleurs nues de Saule: (a) chaton de fleurs femelles, (b) détail d'une fleur femelle; (c) chaton de fleurs mâles, (d) détail d'une fleur mâle.

Figure 7.2
Périgone de Tulipe.

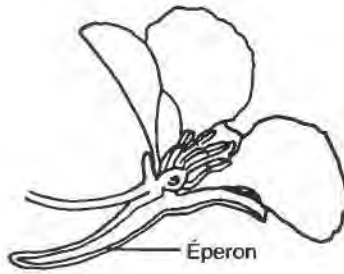


Figure 7.3
Coupe longitudinale d'une fleur éperonnée de Capucine.

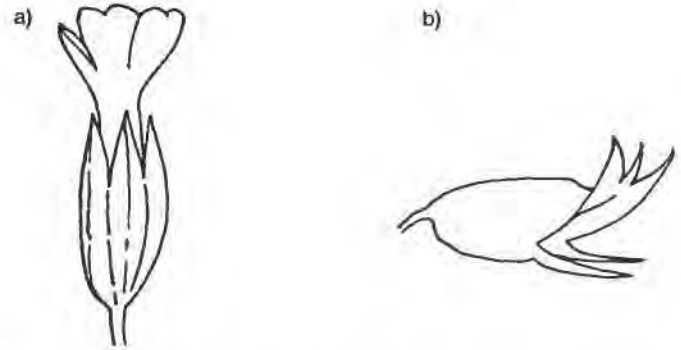


Figure 7.4
(a) Calice gamosépale de Primevère, (b) calice zygomorphe bilabié de Thym.

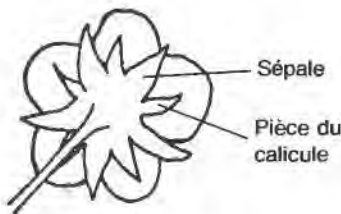


Figure 7.5
Fleur de Fraisier avec calice et calicule.

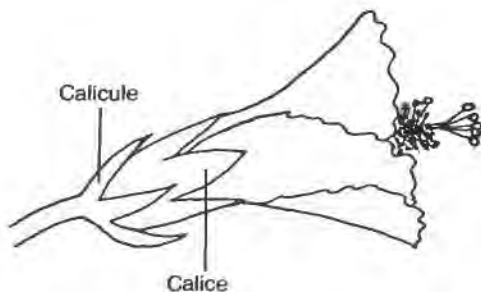


Figure 7.6
Fleur de Rose de Chine avec calice et calicule.

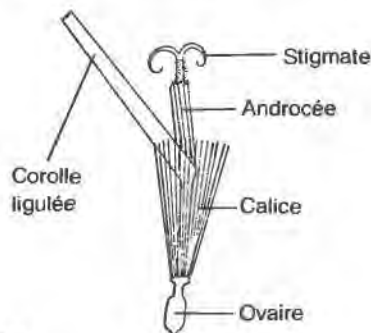


Figure 7.7
Fleur ligulée de Pissenlit pourvue d'un calice réduit à des poils.

Le calice est généralement **actinomorphe**. Parfois, un des sépales prend la forme d'un **éperon** comme chez la Capucine (*Tropaeolum*, figure 7.3) et la Balsamine (*Impatiens*). Ce sépale étant placé sur le plan antéro-postérieur de la fleur, le calice est **zygomorphe**.

Position et relations des sépales entre eux et avec les pétales

Si les sépales sont indépendants, le calice est **dialysépale**.
Si les sépales sont soudés par leur base en un tube plus ou moins allongé que surmontent des lobes libres, le calice est **gamosépale** comme chez la Primevère (*Primula*, figure 7.4, a).
Certaines Lamiacées possèdent un calice **bilabié**, comportant deux lèvres comme chez le Thym (*Thymus*, figure 7.4, b).
Dans les fleurs de type caliciflore, comme la rose, les sépales et les pétales sont unis par leur base.

Dans certaines familles, le calice peut être doublé d'un **calicule**. Chez les Rosacées (le Fraisier, *Fragaria*; la Potentille, *Potentilla*), le calicule est considéré comme étant formé des *stipules des sépales soudées deux à deux* (figure 7.5). Chez les Malvacées, dont la Mauve (*Malva*) et la Rose de Chine (*Hibiscus*, figure 7.6), il est considéré comme résultant de *bractéoles qui se sont rapprochées de la fleur*.

Dans plusieurs familles à ovaire infère (Apiacées, Rubiacées, Astéracées), le calice est souvent réduit à un **bourrelet** ou à *quelques poils* (figure 7.7).

La **durée** du calice est variable, d'où (figure 7.8):

- des sépales **caducs**, tombant à l'épanouissement de la fleur comme chez le Pavot (*Papaver*);
- des sépales **marcescents** qui, après la fécondation, persistent à la base du fruit, comme chez la Tomate (*Solanum lycopersicum*) et la Belladone (*Atropa bella-donna*), ou sur le fruit lui-même, comme chez le Poirier (*Pyrus*) et le Pommier (*Malus*);

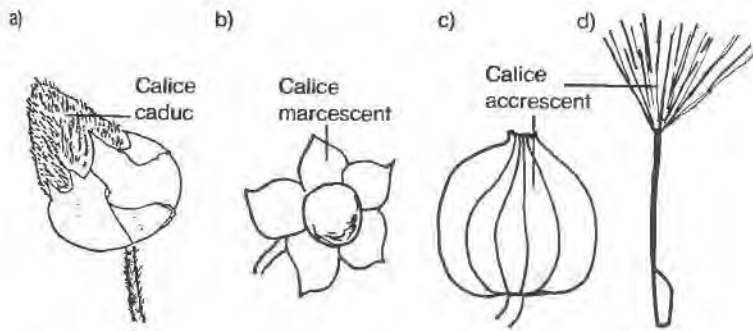


Figure 7.8

Sort du calice: (a) sépales caducs du Pavot, (b) calice marcescent de la Belladone, (c) calice accrescent de la Lanterne chinoise et (d) du Pissenlit.

-des sépales **accrescents**, s'accroissant après la fécondation (*Physalis*, la Lanterne chinoise) ou produisant après celle-ci une aigrette de poils, le **pappus**, qui contribue à la dissémination du fruit chez certaines Astéracées comme le Pissenlit (*Taraxacum*).

7.2 La corolle

L'origine de la corolle est très discutée. Certains la considèrent comme dérivant des étamines (figure 7.9). Il est possible que son origine diffère selon les groupes systématiques.

Morphologie

Les pétales sont des *lames minces*, rarement vertes (**pétales sépaloides**) et, en général *très vivement colorées*. Ils manquent dans les fleurs **apétales**. Leur forme est beaucoup plus variée que celle des sépales. On y distingue deux parties (figure 7.10):

- l'**onglet**, partie rétrécie par laquelle le pétale s'insère sur le réceptacle;
- le **limbe**: il peut être entier mais sa forme est variée; entre le limbe et l'onglet, il existe parfois des appendices divers correspondant à des ligules; ces structures se rencontrent notamment chez la Silène (*Silene*) et le Narcisse (*Narcissus*); chez celui-ci, ils forment une **coronule** ou **paracorolle** (figure 7.11).

Les pétales portent souvent à leur base des **nectaires** (figure 7.12). Parfois, les pétales peuvent être réduits à des nectaires comme chez l'Aconit (*Aconitum*) (figure 7.13).

Position relative des pétales

Les pétales peuvent être indépendants ou libres (**corolle dialypétale**), soudés entre eux par leur base (**corolle gamopétale**) (figure 7.18) ou adhérents à d'autres verticilles: les *étamines* sont *insérées sur la corolle* dans la plupart des fleurs gamopétales (Lamiacées; Primevère, *Primula*; figure 12.15; etc.).

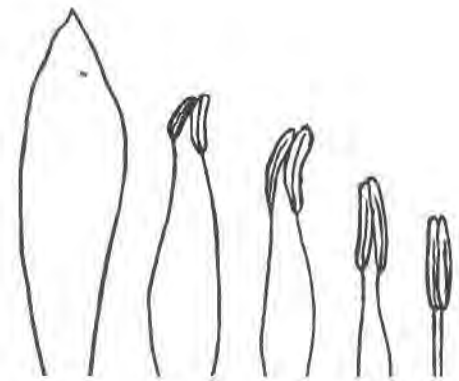


Figure 7.9

Pétale et formations intermédiaires entre pétales et étamines chez le Nénuphar.

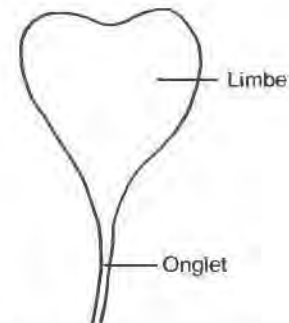


Figure 7.10

Morphologie d'un pétale de fleur de Radis.

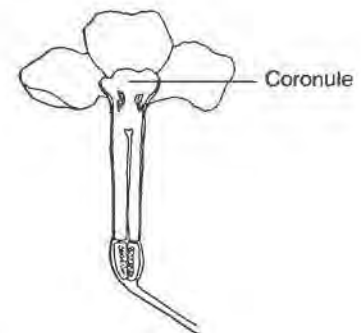


Figure 7.11

Coupe longitudinale de fleur de Narcisse montrant la coronule ou paracorolle.

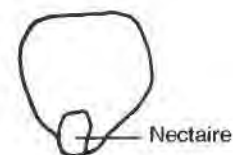


Figure 7.12

Pétale de Ranuncule portant un nectaire à sa base.

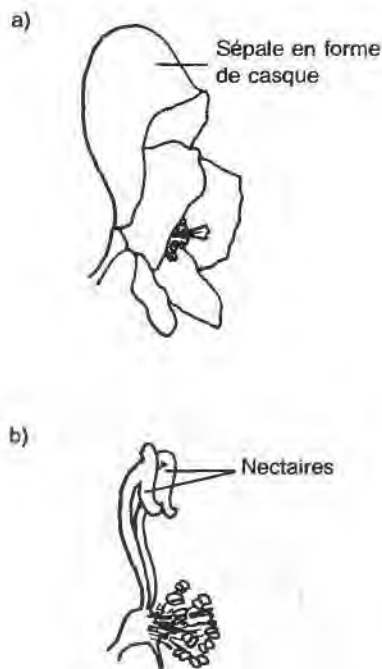


Figure 7.13
Fleurs d'Aconit: (a) calice pétaloïde zygomorphe avec le sépale supérieur en forme de casque, (b) pétales transformés en nectaires, visibles après enlèvement du calice.

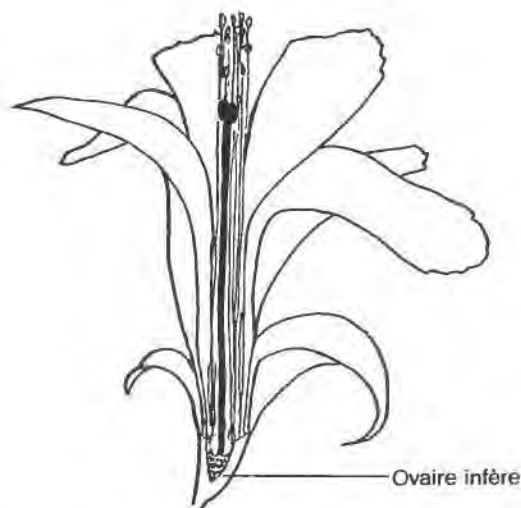


Figure 7.14
Coupe longitudinale d'une fleur de Cactacée à insertion spiralée des pièces florales.

Lorsque le réceptacle est de type caliciflore comme chez le Pommier (*Malus*), le Rosier (*Rosa*), etc., la base des pétales est coalescente (soudée) avec celle des sépales et forme la **coupe réceptaculaire** (figure 6.3).

Sort de la corolle

Généralement, la corolle est **caduque**: elle se flétrit et tombe après la floraison.

Parfois, elle est **marcescente**, persistant desséchée durant la formation du fruit comme chez le Trèfle (*Trifolium*), la Bruyère (*Erica*) et la Callune (*Calluna vulgaris*).

Groupement des pétales en corolle

Dans la majorité des cas, les pétales s'insèrent sur le réceptacle suivant un **mode cyclique**, plus rarement, suivant un **mode spiralé** (Nymphéacées; Cactacées, figure 7.14).

Les fleurs possèdent rarement plus d'un verticille de pétales, sauf chez certaines espèces ou variétés horticoles.

Le nombre de pétales par verticille est de 3 chez les Monocotylédones et de 5, parfois 4, chez les Dicotylédones mais des valeurs plus élevées ne sont pas exceptionnelles.

Types de corolles

La corolle offre une infinie diversité d'organisation et de formes qui se laissent cependant ramener à quelques types, **dialypétale** et **gamopétale** et, dans chaque cas, soit **actinomorphe** soit **zygomorphe**, ce qui permet de distinguer quatre grands groupes de corolles (figure 7.18).

La sympétalie et la zygomorphie sont des *caractères dérivés*, acquis en second lieu et reliés à l'adaptation à la pollinisation par des insectes. En outre, la zygomorphie est considérée comme un *indice d'évolution, de spécialisation avancée*.

- Corolles dialypétales actinomorphes

Ces types de corolles sont très nombreux.

Corolle rosacée: 5 pétales étalés en rosace ouverte avec onglet très court ou absent (Renonculacées, Rosacées, Apiacées).

Corolle caryophyllée: 5 pétales, onglet droit avec limbe perpendiculaire à ce dernier; cette structure accompagne un calice gamosépale ou un calice en tube comme chez la Silène (*Silene*, figure 17.15) et l'Oeillet (*Dianthus*).

Corolle cruciforme: propre aux Brassicacées, c'est une variation de la corolle caryophyllée. Les pétales, au nombre de 4, y sont disposés en croix sur deux verticilles dimères.

Corolles dialypétales zygomorphes

Corolle des Orchidacées: elle est formée de 3 pétales (trimère); le pétale postérieur, ramené vers l'avant à la suite d'une rotation de 180° le l'ovaire (**résupination**), acquiert un développement très important; il est nommé **labelle** comme chez le Sabot de la Vierge (*Cypripedium*), etc.

Corolle papilionacée: qui comprend 5 pièces; le pétale postérieur est très développé et constitue l'**étendard**, les deux pétales latéraux sont les **ailes**, les deux pétales antérieurs formant la **carène**. Ce type caractérise la fleur des Fabacées comme le Pois (*Pisum*), le Lupin (*Lupinus*), la Vesce ou Jargeau (*Vicia*), etc.

Il existe de nombreux types de corolles dialypétales zygomorphes qui ne relèvent pas des deux précédents, tels ceux de la famille des Violacées dont fait partie la Pensée (*Viola tricolor*, figure 7.16).

- Corolles gamopétales actinomorphes

Ces types de corolles ont des pétales concrescents par leur base en un tube terminé par des dents ou des lobes constituant la partie libre des pétales.

Corolle tubuleuse: conforme au type, elle est formée d'un tube cylindrique qui se termine par des dents ou des lobes peu profonds comme chez la Consoude (*Symphytum*). Des fleurs de ce type constituent seules, comme chez la Bardane (*Arctium*) et les Chardons (*Carduus*, *Cirsium*), ou avec des fleurs zygomorphes ligulées, comme chez la Marguerite (*Chrysanthemum*), le capitule de nombreuses Astéracées.

Corolle rotacée: elle consiste en un tube court sur lequel sont insérées, plus ou moins à angle droit, de grandes dents simulant les rayons d'une roue comme chez le Myosotis (*Myosotis*, figure 7.17), la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*) et la Tomate (*Solanum lycopersicum*).

Corolle urcéolée: le tube, dilaté dès la base, est rétréci au sommet où il porte des dents peu visibles. Le tout simule un grelot (la Bruyère, *Erica*; la Myrtille ou Bleuet, *Vaccinium*; la Gaulthérie, *Gaultheria*; la Belladone, *Atropa bella-dona*).

Corolle campanulée: le tube se dilate dès la base et forme une sorte de cloche pourvue de grandes dents au sommet comme chez la Campanule (*Campanula*).

Corolle infundibuliforme: d'abord très tubuleuse à la base, cette corolle s'élargit progressivement en entonnoir non lobé au sommet comme chez le Liseron (*Convolvulus*).

Corolle hypocratériforme à long tube s'élargissant brusquement au sommet en forme de coupe ou de patère comme chez le Lilas (*Syringa*) et le Jasmin (*Jasminum*).

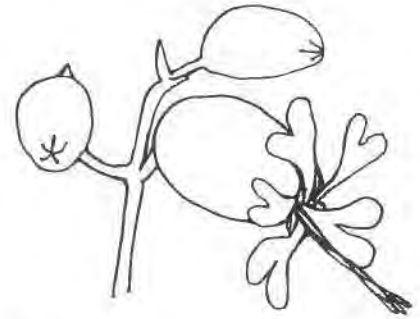


Figure 7.15
Fleur de *Silène* à corolle caryophyllée.

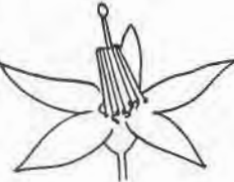
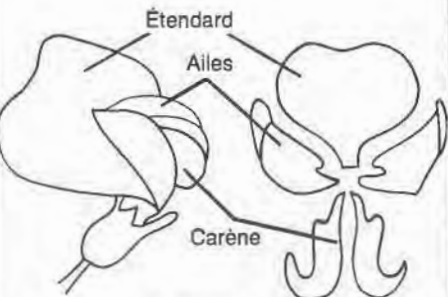
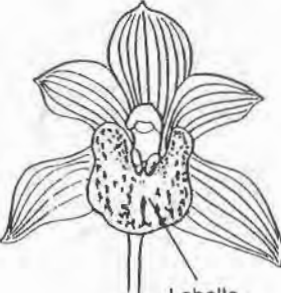
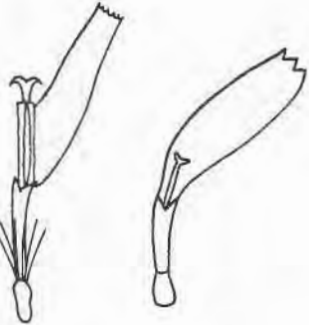


Figure 7.16
Corolles dialypétales zygomorphes de *Pensée*.



Figure 7.17
Fleurs de *Myosotis* à corolle rotacée.

Figure 7.18
Types de corolles.

Corolles dialypétales	Corolles gamopétales	
 Rosacée  Cruciforme	 Rotacée  Tubuleuse  Hypocratériforme  Urcéolée  Campanulée  Infundibuliforme	Corolles actinomorphes
 Papilionacée  des Orchidacées	 Bilabiée  Unilabiée  Personée  Ligulées  Tubuleuse tordue  Irrégulière éperonnée  Personée éperonnée	Corolles zygomorphes

- Corolles gamopétales zygomorphes

Ces types de corolles sont très fréquents.

Corolles bilabiées à tube dilaté, divisé en deux lèvres plus ou moins profondes: la lèvre supérieure correspond aux deux pétales postérieurs, la lèvre inférieure aux trois pétales antérieurs (nombreuses Lamiacées et Scrophulariacées); parfois, la lèvre supérieure paraît manquer comme chez la Germandrée (*Teucrium*).

Corolle personée: corolle plus ou moins bilabée dont la lèvre inférieure émet vers l'intérieur du tube une saillie obturant la gorge comme chez le Muflier (*Antirrhinum*).

Corolle éperonnée: à tube muni à la base d'un éperon nectarifère; ce type est souvent associé à la forme personée comme chez la Linaire (*Linaria*).

Corolle ligulée: fréquente chez les Astéracées, elle comporte un tube étroit se déjetant ensuite latéralement en un limbe étalé, à trois ou cinq dents.

Les capitules de nombreuses Astéracées, comme la Marguerite (*Chrysanthemum leucanthemum*) et les Asters (*Aster*), sont bordés de fleurs ligulées à trois dents rayonnant autour de nombreuses fleurs centrales à corolle tubuleuse. Les capitules de nombreuses autres Astéracées, comme la Laitue (*Lactuca*) et le Pissenlit (*Taraxacum*), comportent uniquement des fleurs ligulées à cinq dents.

Préfloraison

L'étude de la **préfloraison** ou mode de disposition des pièces florales dans le bouton est généralement *limitée à la corolle*. Renseignant sur l'ordre d'apparition des pièces florales, la préfloraison constitue un élément systématique intéressant. La préfloraison présente une faible importance chez les fleurs spiralées. Dans les fleurs verticillées, elle permet de reconnaître deux grands types d'insertion (figure 7.19), la **préfloraison verticillée vraie** et la **préfloraison pseudo-verticillée**.

La **préfloraison verticillée vraie** ou **euverticillée** (eu = vrai, typique) est caractérisée par l'apparition simultanée des pièces du verticille.

Il en existe deux types:

- la **préfloraison valvaire**, caractérisée par la juxtaposition des pièces sans recouvrement réciproque;
- la **préfloraison tordue** où chaque pétale est recouvert par un bord, l'autre recouvrant le pétale suivant.

Dans l'**insertion pseudo-verticillée** ou **imbriquée**, dont il existe plusieurs types (figure 7.19), il s'agit en fait de spirales surbaissées où les pièces florales ne sont pas exactement au même niveau et ne sont pas apparues simultanément; la pièce inférieure est la plus externe et apparaît la première.

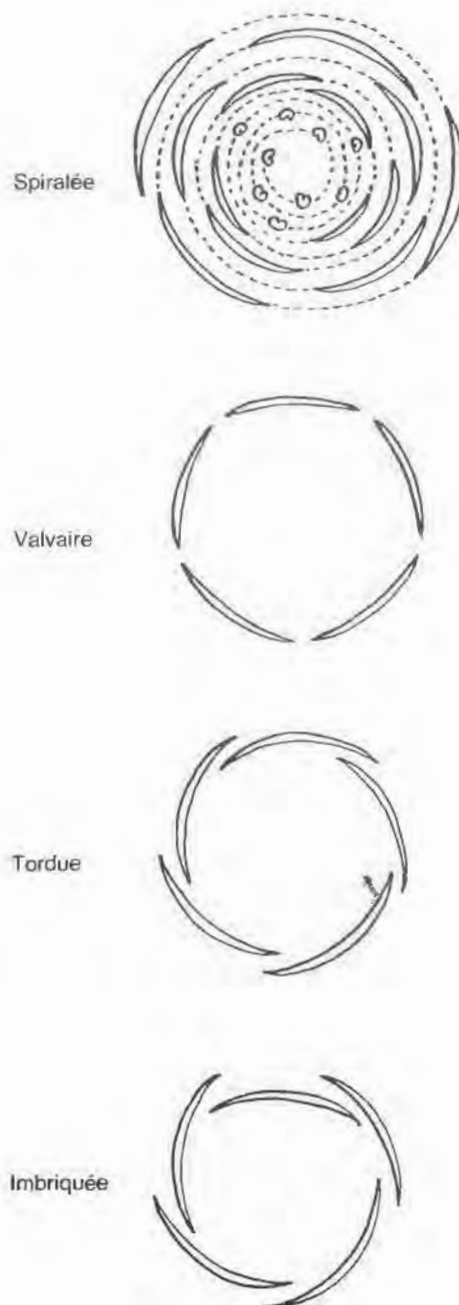


Figure 7.19
Principaux types de préfloraison.

guide d'étude

Définir ou décrire

périanthe
fleur nue

- 7.1 calice
 - sépale
 - sépale pétaloïde
 - périgone
 - tépale
 - calice actinomorphe
 - éperon
 - calice zygomorphe
 - calice dialysépale
 - calice gamosépale
 - calice bilabié
 - calicule
 - sépale caduc
 - sépale marcescent
 - sépale accrescent
 - pappus
- 7.2 corolle
 - pétale sépaloïde
 - fleur apétale
 - onglet
 - limbe
 - coronule ou paracorolle
 - nectaire
 - corolle dialypétale
 - corolle gamopétale
 - coupe réceptaculaire
 - corolle caduque
 - corolle marcescente
 - mode cyclique
 - mode spiralé
 - corolle actinomorphe
 - corolle zygomorphe
 - corolle rosacée
 - corolle caryophyllée
 - corolle cruciforme
 - corolle des Orchidacées
 - résupination
 - labelle
 - corolle papilionacée
 - étendard
 - aile
 - carène
 - corolle tubuleuse
 - corolle rotacée
 - corolle urcéolée

corolle campanulée
corolle infundibuliforme
corolle hypocratériforme
corolle bilabée
corolle personée
corolle éperonnée
corolle ligulée
préfloraison
préfloraison euverticillée
préfloraison valvaire
préfloraison tordue
insertion pseudo-verticillée ou imbriquée

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Le périanthe est la partie fertile de la fleur.

Les fleurs dépourvues de corolle sont nues.

Les sépales sont parfois pétaloïdes.

L'aspect des sépales est semblable à celui des feuilles.

Le nombre de sépales peut être constant pour de grands groupes végétaux.

Dans certains cas, le calicule est considéré comme les stipules des sépales soudées deux à deux et, dans d'autres, comme des bractéoles.

Le calice est marcescent lorsqu'il s'accroît après la floraison.

Chez plusieurs familles à ovaire infère, le calice est souvent réduit à un bourrelet ou à quelques poils.

L'origine de la corolle est très discutée.

Parfois, les sépales et les pétales sont réduits à des nectaires.

Les pétales peuvent adhérer à d'autres verticilles floraux.

Les fleurs possèdent rarement plus d'un verticille de pétales.

La sympétalie et la zygomorphie sont des caractères acquis et reliés à la pollinisation par les insectes.

La zygomorphie est considérée comme un caractère primitif.

Les corolles dialypétales actinomorphes et gamopétales zygomorphes sont très fréquentes.

La préfloraison renseigne habituellement sur l'ordre d'apparition des pièces florales et principalement des pétales.

l'androcée

Partie mâle de la fleur, l'androcée est constitué d'**étamines**.

8.1 Etamine: filet, connectif, anthère; staminode

L'étamine typique possède trois parties: le **filet**, l'**anthère** et le **connectif** (figure 8.1, a).

Son rôle est de produire, dans les **anthères**, des **grains de pollen** (figure 8.1) qui sont à l'origine de la production des **gamètes mâles**.

Le **filet** est la partie grêle de l'étamine servant à l'insertion de celle-ci sur le réceptacle ou sur une autre pièce florale. Généralement glabre, le filet peut être couvert de *poils*. Normalement cylindrique, le filet est parfois *aplati en lame foliacée*. Il peut également être presque absent; l'anthère est alors *sessile* sur le réceptacle floral. Le filet peut également se *ramifier* (figure 8.2) ou encore porter des *appendices* variés.

Les poils staminaux de *Tradescantia* conviennent particulièrement à l'observation du mouvement cytoplasmique.

La localisation de l'insertion du filet sur l'anthère (figure 8.3) permet de distinguer des :

- **anthères basifixes** dont la base est supportée par le sommet du filet;
- **anthères médifixes** où le filet s'insère sur le dos de l'anthère comme chez les Poacées (l'Avoine, *Avena*; le Blé, *Triticum*; etc.);
- **anthères apifixes** dont le filet est inséré sur la partie supérieure de l'anthère; cette disposition se rencontre notamment dans la famille

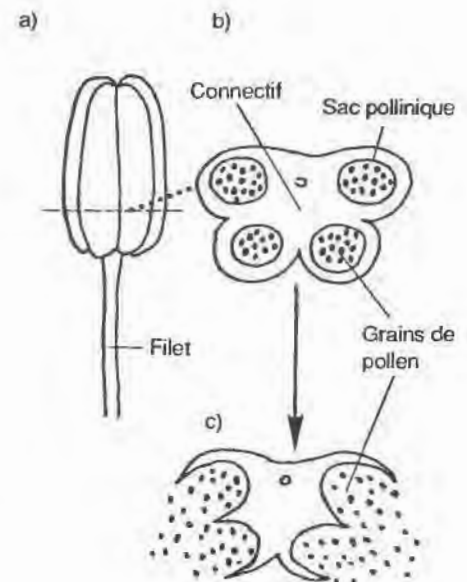


Figure 8.1
(a) Une étamine avec anthère, connectif et filet; (b) coupe transversale d'une anthère montrant les deux loges avec chacune deux sacs polliniques; (c) anthèse ou libération des grains de pollen de l'anthère.

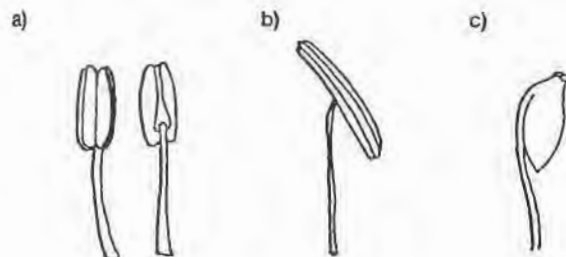


Figure 8.3
Types d'insertion des filets sur les anthères: (a) anthères basifixes, (b) anthère médifixe, (c) anthère apifixe.



Figure 8.2
Étamines ramifiées d'une fleur mâle de Ricin.

des Éricacées (le Rhododendron; la Bruyère, *Erica*; les *Vaccinium* comme l'Airelle, la Canneberge, la Myrtille ou Bleuets, etc.).

Dans le cas des anthères basifixes, le **connectif** est le prolongement du filet dans l'anthère avec la masse de laquelle il se confond. Généralement moins développé dans les autres cas, il peut aussi porter des appendices variés.

L'**anthère**, qui présente une grande variété de formes, est normalement constituée de deux **loges** situées chacune de part et d'autre du connectif. À l'état jeune, chaque loge contient deux sacs polliniques distincts (figure 8.1, b) qui conflueront plus tard. À maturité, la différence de résistance à la dessiccation des assises cellulaires superficielles provoque la déhiscence de l'anthère, c'est-à-dire l'apparition d'ouvertures par lesquelles le pollen mûr peut s'échapper (figure 8.1, c). C'est l'**anthèse**.

Ce terme est parfois utilisé pour désigner l'épanouissement de la fleur.

Les divers types d'ouvertures permettent de reconnaître plusieurs modes de déhiscence (figure 8.4):

- **longitudinale**, par des fentes;
- **poricide**, par des pores;
- **valvulaire ou valvaire**, par des clapets, des valvules ou des valves;
- **septicide**, par la chute de la partie supérieure de chaque loge.

Dans la *déhiscence longitudinale*, la plus répandue, la disposition des fentes permet de distinguer :

- les **anthères introrses**, dont la fente de déhiscence est située sur la face supérieure;
- les **anthères extrorses**, où la fente se forme sur la face inférieure.

Dans certains cas, toutes les étamines d'une même fleur ne sont pas identiques. Il y a alors **hétérostémonie**. La différence de longueur en constitue le cas le plus fréquent. Elle mène à distinguer les androcées **tétradynames** des Brassicacées et ceux, **didynames**, de certaines Lamiacées et de plusieurs Scrophulariacées. Les premiers comportent six étamines, quatre longues et deux courtes, les seconds possèdent quatre étamines, deux longues et deux courtes.

Les **staminodes** sont des étamines incomplètes devenues incapables de produire du pollen. Ils résultent d'une transformation plus ou moins profonde de l'étamine (figure 8.5): réduction à une lame pétaloïde, à une dent ou à un nectaire.

Chez les Cannacées et les Marantacées, deux familles de Monocotylédones, l'androcée est profondément modifiée. Sa partie fertile est réduite à une demi-étamine, par suite de la transformation de quatre étamines et demie en lames pétaloïdes et de l'avortement de la sixième.

Les staminodes revêtent une grande importance théorique, en relation avec l'évolution des différents groupes systématiques.

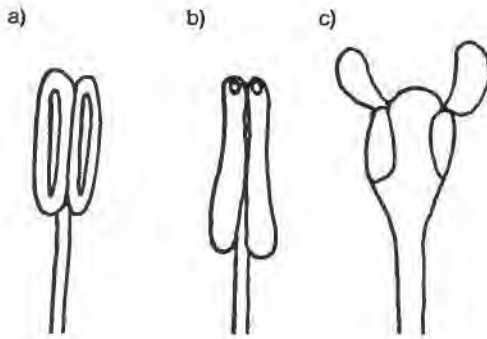


Figure 8.4
Modes de déhiscence des anthères: (a) déhiscence longitudinale, (b) déhiscence poricide, (c) déhiscence valvaire.

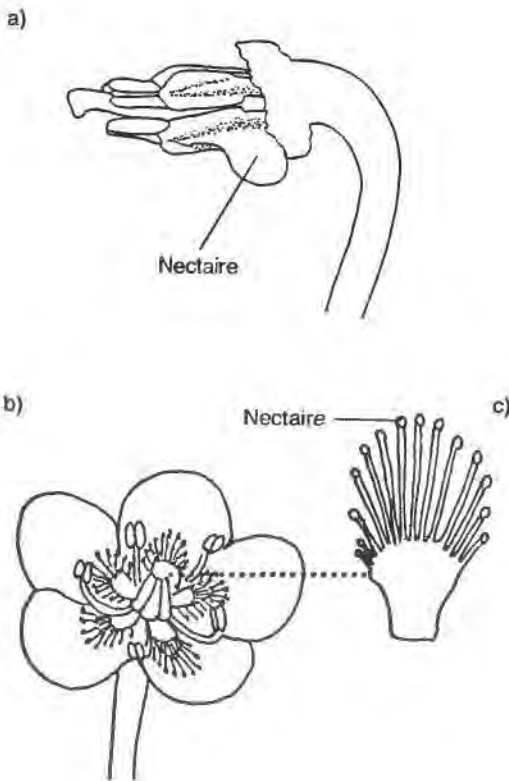
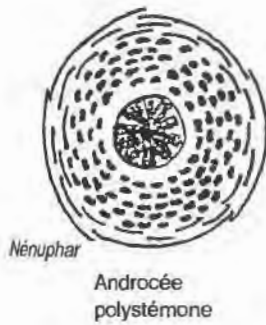
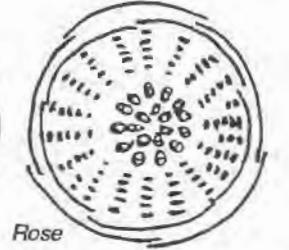
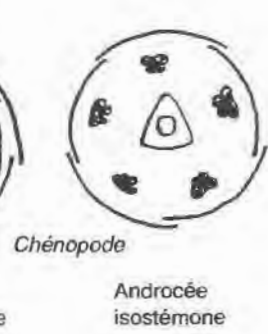
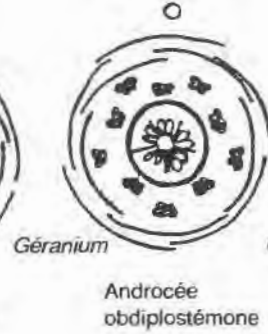
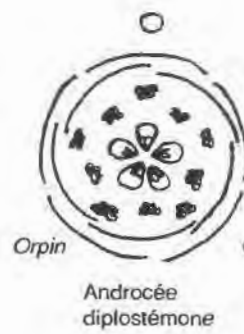


Figure 8.5
(a) Nectaire à la base d'une étamine chez la Violette ; (b) fleur de Parnassie (*Saxifragacées*) avec le verticille externe de l'androcée transformé en staminodes; (c) de la même fleur, staminode isolé portant un nectaire à l'extrémité de chaque dent.

TYPE SPIRALÉ



TYPES VERTICILLÉS



Androcées méristémones

8.2 Disposition des étamines

Insertion des étamines sur le réceptacle

Elle se fait selon les modes spiralé et verticillé (figure 8.6).

Le **type spiralé** se rencontre dans les mêmes groupes que ceux possédant d'autres pièces florales spiralées (Nymphéacées, Renonculacées, Cactacées). Les groupes présentant ce caractère sont considérés comme primitifs.

Le **type verticillé** est le plus répandu. Les verticilles staminaux sont généralement au nombre de deux mais des cas de multiplication ou d'avortement d'étamines sont également connus.

Nombre d'étamines

Dans le **type spiralé** ou **polystémone**, le nombre d'étamines est élevé et indéterminé (figure 8.6).

Dans le **type verticillé**, ce nombre est habituellement *caractéristique d'une famille ou d'une espèce* (figure 8.6).

Dans l'**androcée diplostémone**, le plus fréquent chez les Angiospermes, les étamines sont réparties en *deux verticilles*; le nombre d'étamines de chaque verticille est égal à celui des pièces des autres verticilles, surtout du calice, d'où 3 x 2 chez les Monocotylédones et (4 ou 5) x 2 chez les Dicotylédones.

Figure 8.6

Diagrammes floraux montrant diverses dispositions des étamines.

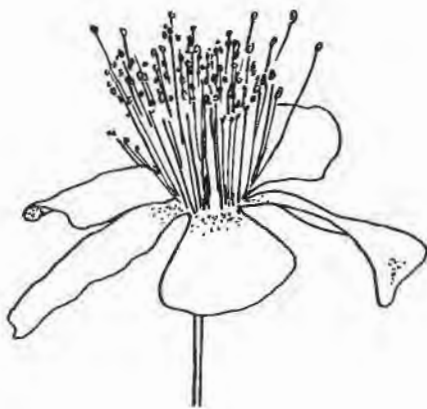


Figure 8.7
Fleur méristémone de Millepertuis.

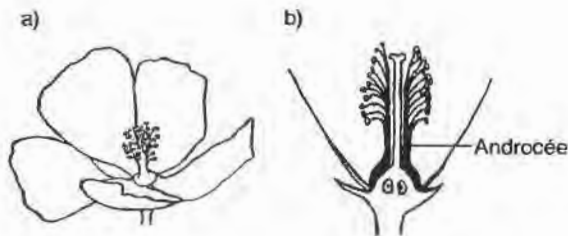


Figure 8.8
Androcée monadelphie de Mauve: (a) dans une fleur entière, (b) en coupe longitudinale.

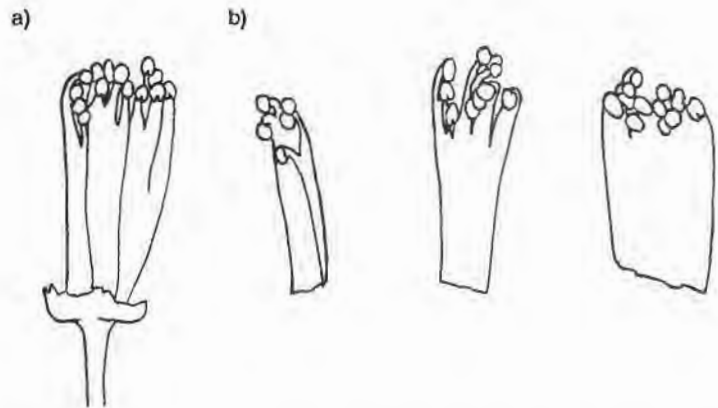


Figure 8.9
(a) Androcée polyadelphie d'Oranger après enlèvement du péricarpe, (b) les trois groupes d'étamines après dissection.

Concrescence des étamines

La soudure des filets d'étamines voisines par leur bord entraîne la formation d'androcées **gamostémones**:

- **androcée monadelphie** où toutes les étamines sont soudées ensemble (Malvacées, figure 8.8; diverses Fabacées);
- **androcée polyadelphie** où les étamines sont soudées en plusieurs blocs (certaines espèces de *Citrus*, dont l'Oranger, figure 8.9);
- **androcée diadelphie** dont les étamines forment deux groupes ou sont toutes soudées l'une à l'autre à l'exception de l'une d'elles qui reste libre; cette disposition est fréquente chez les Fabacées comme le Pois (*Pisum*, figure 8.10) et le Haricot (*Phaseolus*).

Dans l'**androcée synanthère**, la soudure a lieu surtout au niveau des **anthères**; cette coalescence est secondaire, les étamines étant d'abord libres. Cette structure se rencontre notamment chez les Gesnériacées comme la Violette africaine (*Saintpaulia ionantha*), chez les Cucurbitacées, où les anthères sont souvent tordues en spirale, et chez toutes les Astéracées (figure 8.11).

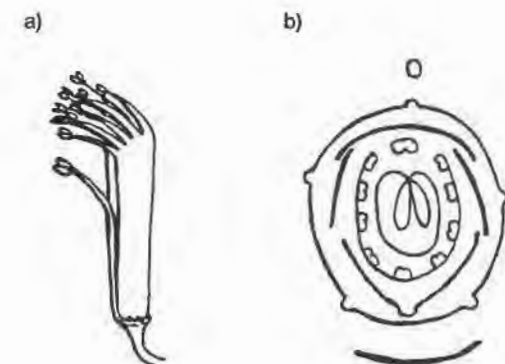


Figure 8.10
(a) Androcée diadelphie et (b) diagramme floral d'une fleur de Pois.

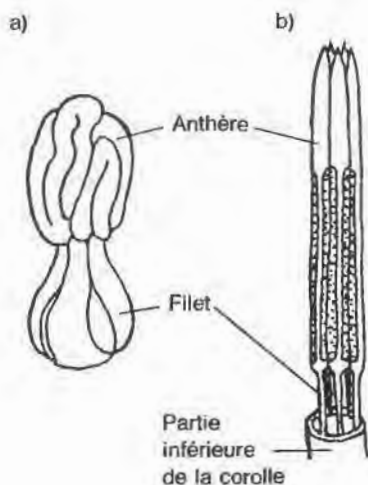


Figure 8.11
Androcée synanthéré (a) de la Courge et (b) de la Centaurée.

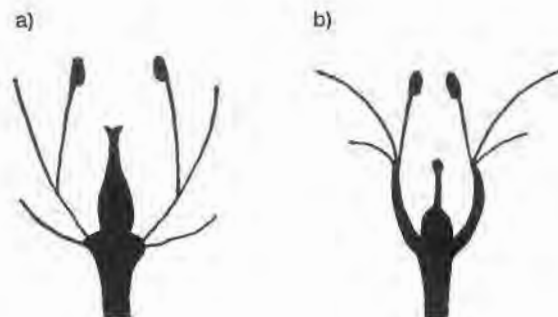


Figure 8.12
Différents cas de relations entre l'androcée et le périanthe: (a) étamines insérées sur les pétales, (b) étamines adhérent par leur base aux pièces du périanthe insérées sur la coupe réceptaculaire.

8.3 Relations des étamines avec les autres verticilles floraux

Alternance des verticilles

La position des étamines par rapport aux pétales et aux sépales permet de distinguer plusieurs types de fleurs (figure 8.6).

Dans les fleurs **diplostémones**, les pièces du verticille externe de l'androcée sont **épisépales** et **alternipétales**, c'est-à-dire qu'elles sont situées au-dessus des sépales et qu'elles alternent avec les pétales. Les pièces du verticille interne sont **épipétales** et **alternisépales**.

Pour les fleurs **isostémones**, les étamines alternent avec les pétales en vertu du principe d'alternance des verticilles; toutefois, des cas d'androcée épipétale sont connus.

Cette règle de l'alternance des verticilles est cependant loin d'être absolue. Les Caryophyllacées et de nombreuses espèces disciflores présentent de l'**obdiplostémonie**; l'androcée y est constitué de deux verticilles d'étamines mais le verticille externe est épipétale (ou alternisépale) et l'interne est alternipétale (ou épisépale) (figure 8.6).

Adhérence de l'androcée à d'autres pièces florales

Dans certains cas, l'androcée est soudé à d'autres parties de la fleur.

Insertion sur le tube de la corolle dans la plupart des familles à fleurs gamopétales (figure 8.12, a).

Soudure avec le périanthe: la concrescence par leur base des verticilles du périanthe avec l'androcée donne souvent l'impression d'une coupe où toutes ces pièces seraient soudées au calice (plantes

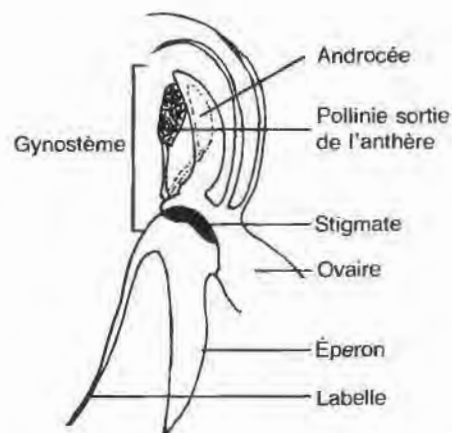
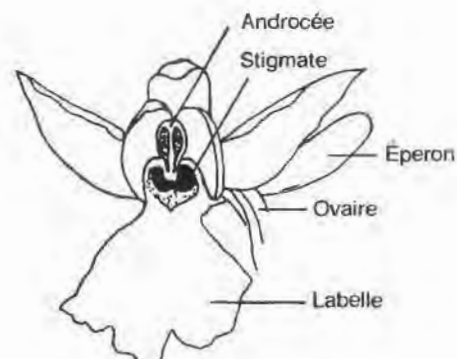


Figure 8.13
Gynostème d'Orchis vu de face et de profil.

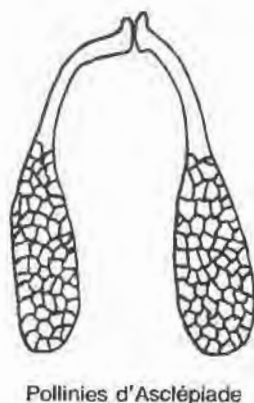
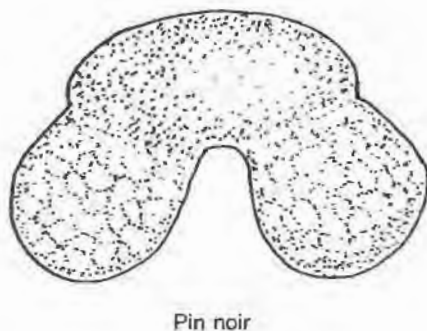
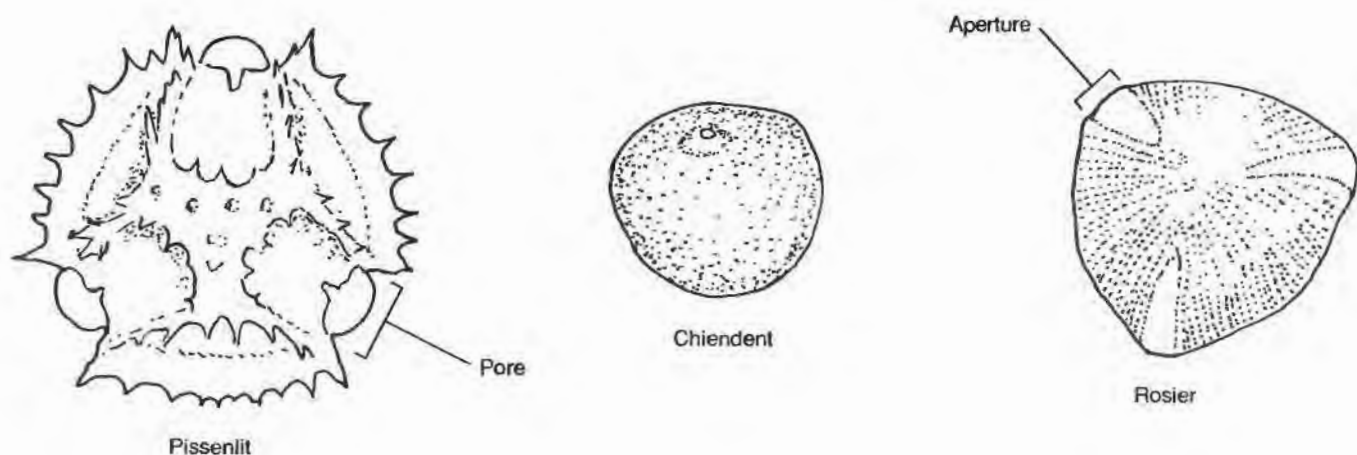


Figure 8.14
Quelques types de grains de pollen.

caliciflores: Rosacées, Saxifragacées, Myrtacées, etc.); en fait, il semble qu'il y ait fusion des pièces du périanthe avec les étamines ou étalement du réceptacle en coupe (figure 8.12, b).

Soudure avec le gynécée: chez les Orchidacées, où l'ovaire est infère, le filet de l'unique étamine est soudé au style, d'où formation d'un **gynostème**, colonne massive portant à son sommet les deux loges de l'anthère et les lobes du stigmate (figure 8.13). Cette structure très particulière se rencontre aussi chez certaines Aristolochiacées.

8.4 Le pollen mûr

Morphologie du grain de pollen

Au moment de l'anthèse, les grains de pollen mûrs se présentent habituellement sous forme d'une poudre de couleur variée, le plus souvent jaunâtre.

Dans la grande majorité des cas, les grains de pollen sont *isolés*, de formes variées (figure 8.14) et de dimensions comprises entre 2,5 et 250 μm .

Dans certaines familles (Ericacées) ou dans certains genres (*Typha*, la Massette ou Quenouille; *Elodea*, l'Élodée) éloignés les uns des autres dans la classification, les grains de pollen restent *groupés par quatre*, formant des **tétrades**.

Chez les Orchidacées et les Asclépiadacées, tous les grains de pollen d'une loge sont *agglutinés* en une ou plusieurs masses appelées **pollinies** (figure 8.14).

Les grains de pollen mûrs possèdent *une paroi* comportant deux couches principales, l'*exine* et l'*intine* (figure 8.15).

Externe, l'**exine** est constituée de *cutine* et de *sporopollénine*.

La **sporopollénine** est une substance organique formée de polyterpènes hautement polymérisés et extrêmement résistante aux bases et aux acides les plus forts.

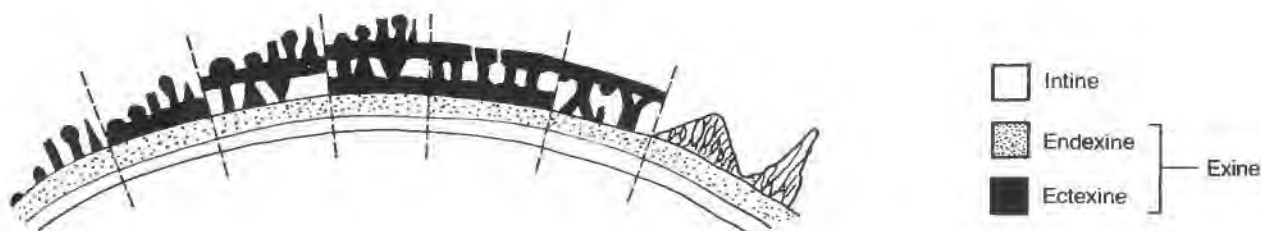


Figure 8.15
Différents types de structures rencontrées dans la paroi pollinique.

L'exine présente des zones d'amincissement, les **apertures**. Suivant leur forme, on distingue des **pores** et des **sillons**.

L'exine elle-même se subdivise en :

- **ectexine**, externe, pourvue de crêtes, de verrues, de sillons et d'épines;
- **endexine**, interne, lisse et homogène, appliquée contre l'intine.

Interne et formée de *cellulose* et de *matières pectiques*, l'**intine** est surtout épaisse sous les pores de l'exine.

Longévité du pollen.

Dans les conditions normales, le pouvoir germinatif du pollen varie selon les espèces mais il est toujours de *courte durée*, de deux jours à quelques semaines, rarement un mois. Le maintien du pollen à basse température prolonge la durée du pouvoir germinatif. Après la mort du pollen, l'exine très résistante persiste presque indéfiniment; cette propriété est exploitée en **palynologie**.

La **palynologie** est une science récente, spécialisée dans l'étude des pollens. Deux éléments ont particulièrement favorisé son essor :

- la possibilité d'identifier nombre de familles et même de genres végétaux d'après la morphologie externe de leur pollen;
- la résistance de la sporopollénine, même dans des conditions extrêmes, propriété qui permet sa conservation dans de nombreux milieux géologiques et la détermination d'une large gamme de végétaux fossiles, après un traitement adéquat des échantillons.

La palynologie rend des services très appréciés dans plusieurs domaines :

- recherches fondamentales sur l'*évolution*, problème capital en Biologie;
- contrôle et origine des miels: la *mélissopalynologie*;
- détection, grâce à l'*aéropalynologie*, des conditions propices au déclenchement des allergies polliniques, comme le "rhume des foins"; ces affections proviennent d'une réaction de sensibilisation de l'organisme à la présence dans l'air respiré de quantités importantes de pollen; les principaux groupes responsables de ces allergies sont les Astéracées et les Poacées ainsi que certaines Gymnospermes;
- *histoire des flores et des végétaux*, de leur succession ainsi que de celle des *climats* et des *civilisations*, surtout depuis le début du quaternaire: la *paléopalynologie*.

L'étude pollinique des tourbières s'est avérée particulièrement favorable à cette dernière discipline; dans les régions où ces formations géologiques manquent ou sont rares, il est fait appel à l'analyse pollinique des sols ou d'excréments fossiles.

guide d'étude

Définir ou décrire

androcée

8.1 étamine

filet

anthère

connectif

sac pollinique

anthère basifixe

anthère médifixe

anthère apifixe

loge de l'anthère

anthèse

déhiscence longitudinale

déhiscence poricide

déhiscence valvulaire ou valvaire

déhiscence septicide

anthère introrse

anthère extrorse

hétérostémone

androcée tétradynome

androcée didynome

staminode

8.2 insertion spiralée

insertion verticillée

androcée polystémone

androcée diplostémone

androcée isostémone

androcée méiostémone

androcée méristémone

androcée gamostémone

androcée monadelphie

androcée polyadelphie

androcée diadelphie

androcée synanthère

8.3 fleur diplostémone

androcée épisépale

androcée alternipétale

androcée épipétale

androcée alternisépale

fleur isostémone

obdiplostémone

fleur obdiplostémone

gynostème

8.4 pollen
tétrade
pollinie
exine
cutine
sporopollénine
aperture
pore
sillon
ectexine
endexine
intine

Quelques questions

Quel est le rôle des étamines?

Quelle différence y a-t-il entre une fleur diplostémone et une fleur obdiplostémone?

Quelle est la structure du gynostème?

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Le filet des étamines est généralement glabre.

Le filet des étamines peut être absent ou ramifié.

Il y a hétérostémonie lorsque l'androcée comporte des étamines normalement constituées et des staminodes.

L'insertion verticillée des étamines est la plus répandue et la plus primitive.

Les fleurs dont le périanthe est spiralé possèdent également des étamines à insertion spiralée.

Chez les fleurs de type spiralé, le nombre d'étamines est élevé et indéterminé.

Dans les cas de diplostémonie et d'obdiplostémonie, les fleurs complètes sont toujours pentacycliques.

Les étamines sont parfois soudées au périanthe.

Le pollen mûr est formé d'éléments isolés entourés d'une paroi très résistante formée de l'exine et de l'intine.

La durée de vie du pollen est courte.

La palynologie rend des services très appréciés dans de nombreux domaines.

pour en savoir plus...

Sur la palynologie

PONS, A. (1970) *Le pollen*, Collection "Que sais-je" n°783. Presses Universitaires de France, Paris.

VAN CAMPO, M. (1980) Le climat vu à travers les pollens. *La Recherche*. (111): 596-598.

le gynécée

Le **gynécée** ou **pistil** est l'*organe femelle* de la fleur. Sa structure conditionne le comportement du pollen lors de la reproduction.

9.1 Le pistil: ovaire, style, stigmate

Le pistil clos est une exclusivité des Angiospermes, à l'exception des Résédacées où il est entrouvert. Situé au centre de la fleur, il est constitué d'un certain nombre (1 à ∞) de **carpelles** (figure 9.1).

Si la *nature du carpelle* n'est pas encore définie avec certitude, cet organe est souvent considéré, à tort ou à raison, comme une *feuille transformée*, souvent *pliée longitudinalement le long de sa nervure médiane* et portant des ovules insérés sur ses bords épaissis nommés **placentas** (figure 9.2). Selon les cas, les bords d'un même carpelle se soudent l'un à l'autre, produisant des **carpelles fermés**, ou à ceux des carpelles voisins, laissant les **carpelles ouverts** (figure 9.11). La surface intérieure de la cavité carpellaire et la surface extérieure du carpelle correspondraient respectivement à la face supérieure ou ventrale de la feuille et à la face inférieure ou dorsale de celle-ci.

Il est possible d'utiliser cette interprétation pour l'étude et la compréhension des structures sans prendre position à son égard.

Le pistil délimite à sa base une cavité close, l'**ovaire**, contenant un ou plusieurs **ovules** et surmontée par un **style**, formation effilée terminée par le **stigmate**. Celui-ci sécrète généralement un liquide visqueux constituant un milieu favorable à la germination du pollen.

Quel que soit le type de gynécée, *le style peut être terminal, latéral ou basilaire* selon qu'il s'insère au sommet, latéralement ou à la base de l'ovaire (figure 9.4).

Le *stigmate* peut prendre des formes très variées selon les espèces (figure 9.3); il consiste généralement en un renflement au sommet du style mais il peut aussi être sessile et élargi en forme de disque comme chez le Pavot (*Papaver*), avoir l'aspect de lames pétaloïdes comme chez l'Iris (*Iris*), être recouvert de poils comme chez les Poacées, etc.

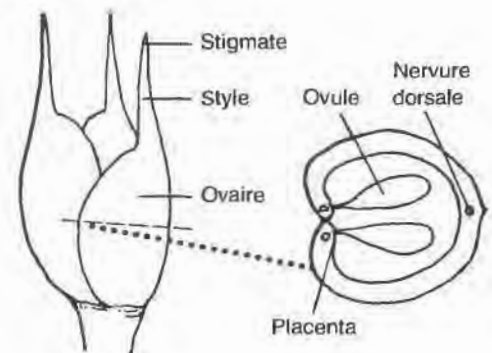


Figure 9.1
Pistil d'Hellébore formé de 3 carpelles et coupe transversale d'un carpelle au niveau de l'ovaire.

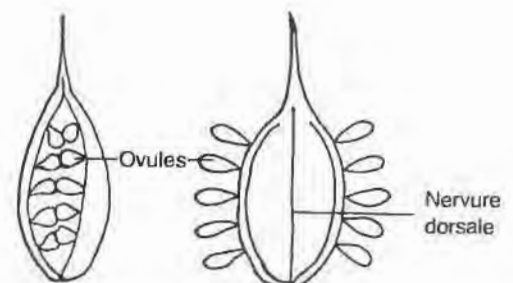


Figure 9.2
Carpelle entrouvert et "feuille" carpellaire étalée portant les ovules sur sa marge.

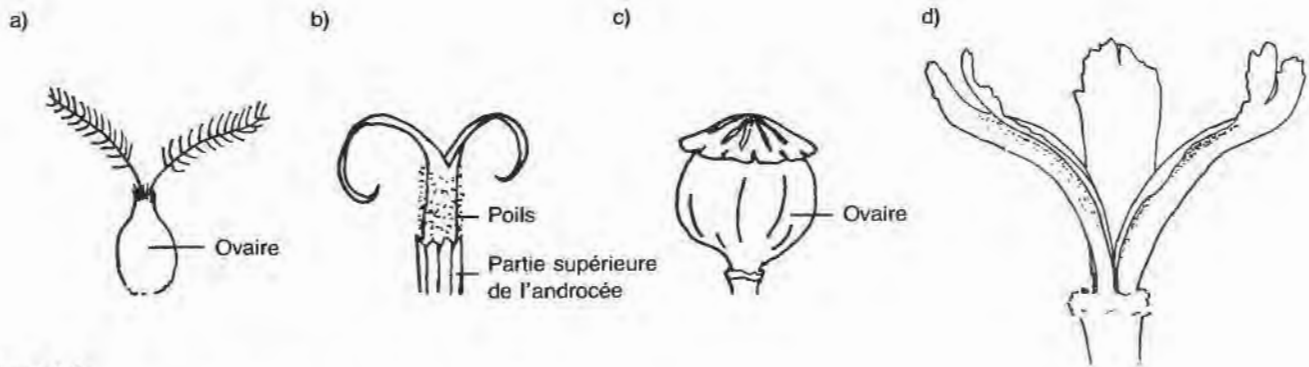


Figure 9.3
Types de stigmates particuliers: (a) stigmate plumeux de Poacées, (b) stigmate de Pissenlit avec poils collecteurs de pollen, (c) stigmate sessile de Pavot, (d) stigmates pétaloïdes d'Iris.

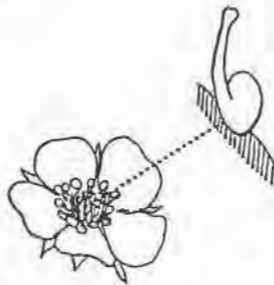


Figure 9.4
Carpelle de Fraisier avec style inséré latéralement.

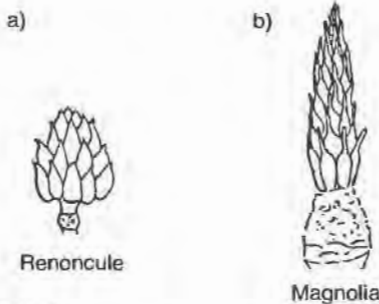


Figure 9.5
Gynécées apocarpes spiralés (a) de Renoncule et (b) de Magnolia.

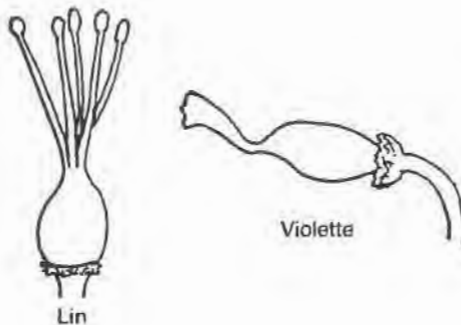


Figure 9.6
Gynécées syncarpes de Lin et de Violette.

9.2 Types de gynécées

Le gynécée est **simple** ou **composé** selon qu'il comporte un ou plusieurs carpelles.

Si les carpelles sont indépendants les uns des autres, le gynécée est **apocarpe** ou **dialycarpellé** (figure 9.5). Les gynécées apocarpes peuvent être **spiralés** ou **verticillés**. Dans les gynécées verticillés, les carpelles forment toujours un verticille unique. Les seules exceptions connues se rencontrent dans le fruit du Grenadier (*Punica granatum*) et chez certaines oranges.

Si les carpelles sont soudés entre eux ou confondus en une masse unique, le gynécée est **syncarpe** ou **gamocarpellé** (figure 9.6).

Les gynécées *apocarpes* s'observent dans les familles primitives (Renonculacées, Magnoliacées) où, dans certains genres (*Ranunculus*, la Renoncule,) ils réunissent un nombre très élevé de carpelles.

Les gynécées à *carpelle unique* sont rattachés aux gynécées apocarpes (famille des Fabacées; le genre *Prunus* de la famille des Rosacées). Ils ne sont cependant pas tenus pour primitifs car on considère que cette structure dérive de la simplification d'un gynécée multicarpellé.

Dans les gynécées *syncarpes*, l'union concerne principalement l'ovaire, le style et le stigmate demeurant indépendants; toutefois, l'union peut également s'étendre aux styles seuls et même inclure les stigmates (figure 9.6). Les termes ovaire, style et stigmate sont également utilisés pour désigner le résultat de la fusion de ces parties provenant de plusieurs carpelles.

À la suite de la fusion de plusieurs carpelles, l'ovaire peut être uniloculaire ou pluriloculaire (figure 9.11):

- dans l'**ovaire uniloculaire** des gynécées syncarpes, chaque carpelle reste ouvert et se soude latéralement au(x) carpelle(s) voisin(s);
- dans l'**ovaire pluriloculaire**, tout se passe comme si les carpelles, d'abord développés isolément et refermés sur eux-mêmes, s'étaient ensuite rapprochés et soudés latéralement.

Dans les gynécées apocarpes aussi bien que syncarpes uniloculaires, l'ovaire est en principe uniloculaire. Des lames d'origine variée peuvent cependant former des *fausses cloisons* et le diviser en logettes (ovaires des Brassicacées, figure 9.7, et des Fabacées du genre *Astragalus*, l'Astragale).

9.3 Placenta et placentation

Le **placenta** étant le tissu du carpelle sur lequel l'ovule est fixé, la **placentation** définit la disposition des ovules à l'intérieur de l'ovaire. Cette disposition constitue un critère systématique important.

Dans la **placentation foliaire**, qui s'oppose à la **placentation caulinare**, la partie du carpelle sur laquelle les ovules sont insérés permet de distinguer les placentations marginale, laminale et médiane.

La **placentation marginale** est la plus répandue; les ovules y sont insérés sur les bords de la feuille carpellaire renflés en placentas volumineux (figures 9.2 et 9.9). La nervure marginale qui les parcourt se ramifie dans chaque ovule. D'après le type d'ovaire, on distingue (figure 9.11):

- la **placentation pariétale** dans l'ovaire *syncarpe uniloculaire*; les ovules y sont fixés le long des sutures des carpelles ouverts (Orchidacées, Papavéracées, Brassicacées, Violacées, Bégoniacées, Cactacées, etc.);
- la **placentation axile** des ovaires *syncarpes pluriloculaires*; dans ce type, qui est le plus fréquent, les ovules sont insérés dans l'angle interne de chaque loge, au centre de l'ovaire, point de rencontre des carpelles fermés.

La **placentation** est **laminale** lorsque les ovules couvrent toute la face carpellaire interne des gynécées unilocarpellés ou dialycarpellés (figure 9.10) et des gynécées gamocarpellés (figure 9.13).

Dans la **placentation médiane**, les placentas se développent sur la nervure médiane (figure 9.14).

Dans la **placentation caulinare**, les ovules sont indépendants de la paroi de l'ovaire et paraissent d'origine caulinare. Ils peuvent être fixés sur le réceptacle floral (**placentation basilaire**) ou dans le

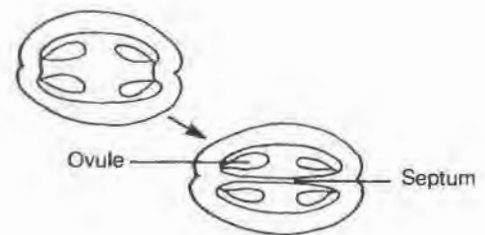


Figure 9.7

Coupe transversale dans un ovaire de Brassicacée à placentation pariétale: l'ovaire, uniloculaire au début, devient biloculaire par la formation d'une fausse cloison émanant des placentas formant un septum parfois improprement appelé replum.

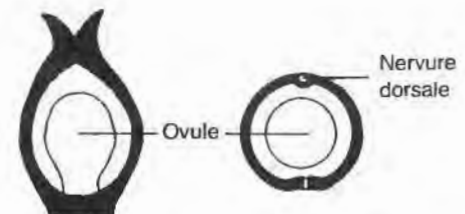


Figure 9.8

Gynécée unilocarpellé: coupes longitudinale et transversale dans un ovaire à placentation basilaire.

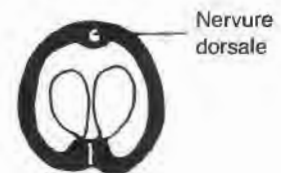


Figure 9.9

Gynécée unilocarpellé: coupe transversale dans un ovaire à placentation marginale.

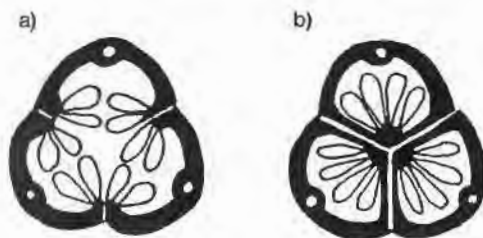


Figure 9.11

Gynécées syncarpes: coupes transversales (a) d'un ovaire à placentation pariétale formé de carpelles ouverts et (b) à placentation axile constitué de carpelles fermés.



Figure 9.10

Coupes transversales dans l'ovaire à placentation laminale d'un gynécée unilocarpellé et d'un gynécée apocarpe.



Figure 9.13
Gynécée syncarpe: coupe transversale d'ovaire à placentation laminaire.

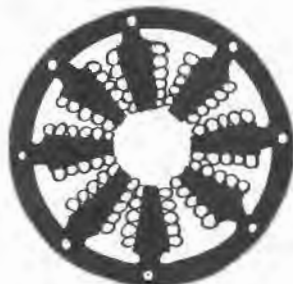


Figure 9.14
Coupe transversale d'un gynécée syncarpe à placentation médiane.

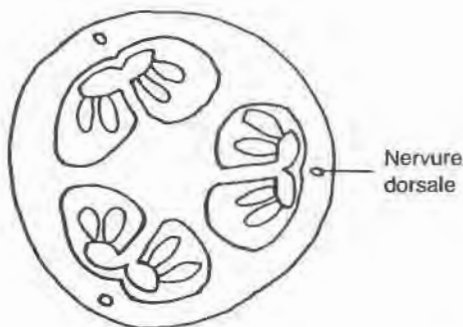


Figure 9.15
Coupe transversale dans un gynécée de Concombre montrant le renflement des placentas.

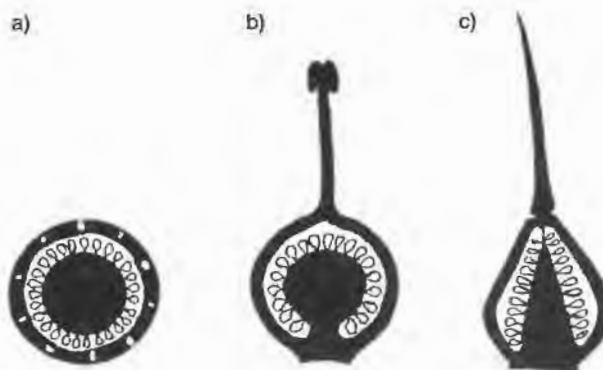


Figure 9.12
Gynécées syncarpes à placentation centrale: (a) coupe transversale dans la partie inférieure de l'ovaire de Primulacées ou de Caryophyllacées et coupes longitudinales dans un ovaire (b) de Primulacées et (c) de Caryophyllacées.

prolongement de celui-ci (**placentation centrale**). Dans le premier cas, l'ovule est souvent unique (figure 9.8); dans le second, les ovules sont toujours nombreux (figure 9.12). La placentation caulinaire est rare et pourrait dériver du type foliaire à la suite de la résorption de cloisons, par exemple.

Chez les Cucurbitacées (la Citrouille, *Cucurbita pepo*; le Concombre, *Cucumis sativus*; le Melon, *Cucumis melo*; etc.) où la placentation est axile, les placentas atteignent un développement particulièrement important et se réfléchissent sur la paroi opposée, créant ainsi deux logettes dans chacun des trois carpelles (figure 9.15).

Dans un pistil gamocarpellé, tous les carpelles sont en général fertiles mais il arrive aussi qu'un seul d'entre eux le soit. Ce dernier cas se rencontre dans plusieurs familles: Cypéracées, Chénopodiacées, Juglandacées et Astéracées notamment, où un seul carpelle porte un ovule.

9.4 Position relative du gynécée par rapport aux autres pièces florales

Le gynécée n'étant généralement pas isomère, le principe de l'alternance des verticilles ne se vérifie que rarement. Le gynécée a un plan de symétrie propre qui coïncide généralement avec le plan antéro-postérieur de la fleur mais la position oblique des carpelles de Solanacées par rapport à cet axe constitue une exception remarquable (figure 6.11).

On se rappellera que la position de l'ovaire par rapport aux points d'insertion des autres pièces florales permet de distinguer des fleurs à **ovaire supère** ou à **insertion hypogyne**, à **ovaire supère** et à **insertion périgyne**, à **ovaire semi-infère** et à **insertion périgyne** et à **ovaire infère** ou à **insertion épigyne** (figure 6.3).

Définir ou décrire

gynécée
pistil

9.1 carpelle
placenta
carpelle fermé
carpelle ouvert
ovaire
ovule
style
stigmate

9.2 gynécée simple
gynécée composé
gynécée apocarpe ou dialycarpellé
gynécée apocarpe verticillé
gynécée apocarpe spiralé
gynécée syncarpe ou gamocarpellé
ovaire uniloculaire
ovaire pluriloculaire

9.3 placentation
placentation foliaire
placentation marginale
placentation pariétale
placentation axile
placentation laminale
placentation médiane
placentation caulinaire
placentation basilaire
placentation centrale

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Le gynécée est situé au centre de la fleur.

Le pistil est une exclusivité de toutes les Spermatophytes.

Le style sécrète généralement un liquide visqueux constituant un milieu favorable à la germination du pollen.

Le style est toujours situé au sommet du carpelle.

Le carpelle ou pistil est souvent assimilé à une feuille transformée.

Le gynécée syncarpe est présent dans les familles primitives.

Dans les gynécées syncarpes, la soudure des carpelles concerne uniquement l'ovaire.

La placentation caulinaire est rare.

Le gynécée a un plan de symétrie propre, indépendant de celui des autres verticilles.

Exercice d'analyse florale

Dans la figure 9.16, faire la relation entre la description des caractéristiques florales, les diagrammes floraux et les formules florales.

Énumérer les caractéristiques des fleurs ayant les formules florales suivantes:

$$CA^{\oplus} CO^{\oplus} A^5 \underline{G}^{\oplus}$$

$$CA^3 CO^3 A^3 \overline{G}^{\oplus}$$

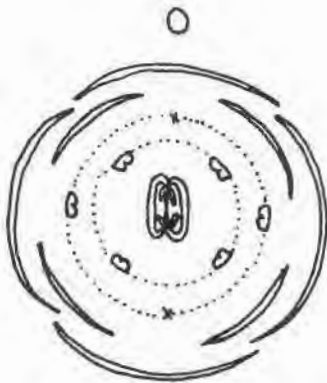
S'agit-il de Monocotylédones ou de Dicotylédones?

Dessiner un diagramme floral correspondant à chacune des formules florales.

Dicotylédones

BRASSICACÉES

$$CA^4 CO^4 A^{4+2} \underline{G}^{\oplus}$$



- **fleur**: hermaphrodite actinomorphe;
- **calice**: dialysépale;
- **corolle**: dialypétale, cruciforme;
- **androcée**: tétradyname, 6 étamines (4 longues et 2 courtes);
- **gynécée**: 2 carpelles à placentation pariétale avec un septum, ovaire supère biloculaire avec de nombreux ovules, 2 stigmates;
- **fruit**: silique ou silicule (caractéristiques variables, importantes pour la classification et l'identification).

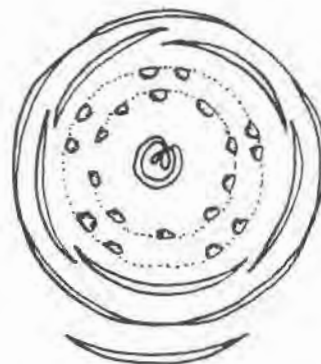
Figure 9.16

Analyses florales de quelques familles importantes.

ROSACÉES

$CA^{\infty} CO^{\infty} A^{\infty} \underline{G}^1$ ou $\underline{G}^{\infty}$ ou $\overline{G}^{\infty}$

- fleur: hermaphrodite actinomorphe;
- calice: 5 sépales unis à la base, marcescent, calicule fréquent;
- corolle: 5 pétales;
- androcée: nombreuses étamines, parfois 5 ou 10;
- gynécée: 1 à plusieurs carpelles apocarpes ou 2 à 5 carpelles syncarpes souvent soudés au tube du calice, habituellement 2 ovules ou plus par carpelle, ovaire supère ou infère;
- fruit: akène, follicule, pomme ou drupe, parfois sur un réceptacle charnu.



FABACÉES

$CA^{\infty} COZ^5 A^{10 \text{ ou } 9} + 1 \underline{G}^1$

- fleur: hermaphrodite zygomorphe;
- calice: plus ou moins gamosépale;
- corolle: pentamère formé d'un étendard, de 2 ailes et de la carène comprenant 2 pétales plus ou moins soudés;
- androcée: 10 étamines monadelphes ou diadelphes;
- gynécée: 1 carpelle, ovaire supère uniloculaire;
- fruit: gousse parfois indéhiscente, rarement lomentacée.



APIACÉES

$CA^{\infty} CO^{\infty} A^5 \overline{G}^2$

- fleur: hermaphrodite actinomorphe;
- calice: 5 sépales épigynes;
- corolle: 5 pétales épigynes, surtout blancs ou jaunes;
- androcée: 5 étamines alternant avec les pétales;
- gynécée: 2 carpelles syncarpes à placentation axile, ovaire infère biloculaire avec 1 ovule par loge, style renflé à la base;
- fruit: schizocarpe se fendant en deux méricarpes.



ASTÉRACÉES

$CA^x CO^{\infty} A^{\infty} \overline{G}^2$

- fleur: hermaphrodite ou unisexuée, actinomorphe ou zygomorphe;
- calice: épigyne (pappus);
- corolle: 5 pétales soudés, tubulaire ou ligulée à 3 ou 5 dents;
- androcée: (4)5 étamines épipétales et synanthérées;
- gynécée: 2 carpelles syncarpes à placentation pariétale, ovaire infère, uniloculaire et uniovulé, deux stigmates;
- fruit: akène assez souvent disséminé par le vent.

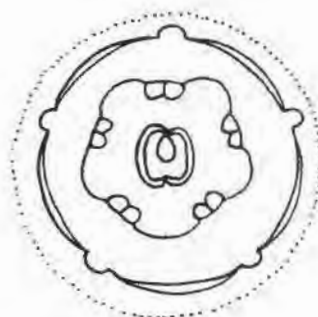
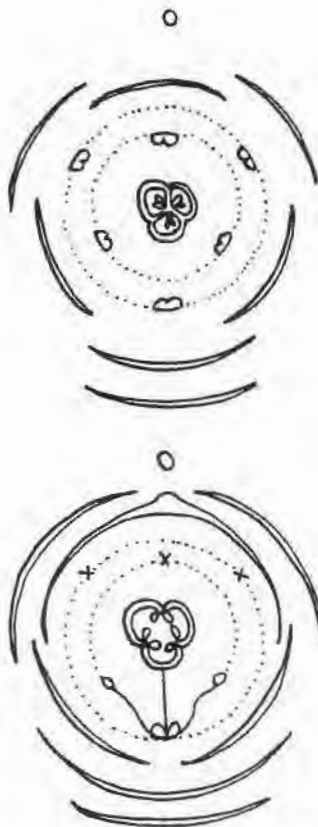


Figure 9.16 (suite)
Analyses florales de quelques familles importantes.



Monocotylédones

LILIACÉES

$CA^3 CO^3 A^{3+3} \underline{G}^{(3)} \text{ ou } \overline{G}^{(3)}$

- **fleur**: hermaphrodite, habituellement actinomorphe;
- **calice**: dialysépale, pétaloïde;
- **corolle**: dialypétale ou gamopétale;
- **androcée**: (3)6(12) étamines égales (2 verticilles), introrses, à déhiscence longitudinale;
- **gynécée**: 3 carpelles syncarpes à placentation principalement axiale, ovaire supère ou infère, principalement triloculaire avec de nombreux ovules;
- **fruit**: capsule ou baie.

ORCHIDACÉES

$CA^3 COZ^{2+1} A^{1+2} \overline{G}^{(3)}$

- **fleur**: hermaphrodite, zygomorphe et résupinée;
- **calice**: dialysépale, vert ou pétaloïde;
- **corolle**: dialypétale, 2 pétales latéraux et un labelle;
- **androcée**: une seule anthère introrse renfermant deux pollinies; fleur entomophile;
- **gynécée**: 3 carpelles le plus souvent à placentation pariétale, ovaire infère uniloculaire;
- **fruit**: capsule.

Figure 9.16 (suite)
Analyses florales de quelques familles importantes.

conclusion

À partir de l'étude morphologique précédente, les *notions d'analogie et d'homologie* peuvent être précisées dans la grande variété de formes que prennent certains organes, dont des tiges, des feuilles, des racines et de nombreuses pièces florales.

10.1 Formations analogues

Sont dits **analogues** des organes ayant une *fonction semblable* (analogie fonctionnelle) et présentant souvent, en rapport avec cette fonction particulière, une *différenciation morphologique semblable*. Il en résulte une certaine analogie morphologique, surtout évidente dans les organes analogues spécialisés dans l'exercice de la fonction photosynthétique.

Ainsi sont analogues:

- aux *feuilles assimilatrices typiques*, les stipules foliacées du Pois (*Pisum*), les phyllodes d'Acacia, les cladodes d'Asperge (*Asparagus*) et de Fragon (*Ruscus*);
- comme *appareils vexillaires* (attirant les insectes), les parties intensément colorées de diverses fleurs ou inflorescences : pétales, certains sépales pétaloïdes du Lis (*Lilium*), du Narcisse (*Narcissus*), du Bégonia, les bractées de certaines Euphorbiacées (*Euphorbia*, *Poinsettia*) et de certains Cornouillers (*Cornus canadensis* et *C. suecica*), l'androcée dans le genre *Thalictrum*, les bractées de la Plante sucre d'orge (*Pachystachys lutea*), de la Bougainvillée (*Bougainvillea*);
- comme *organes de fixation*, les vrilles caulinaires de la Vigne (*Vitis*), les vrilles foliaires du Pois (*Pisum*), le pétiole de la Capucine (*Tropaeolum*), la tige volubile de Liseron (*Convolvulus*), les racines aériennes fixatrices de Lierre (*Hedera*); ici, l'analogie est principalement fonctionnelle;
- comme *épines*, les rameaux longs de l'Épine-vinette (*Berberis*), les épines caulinaires de l'Aubépine (*Crataegus*) et du Pamplémoussier (*Citrus*), les épines stipulaires du Robinier (*Robinia*), les épines racinaires de certaines Arécacées (*Iriartaea*), le rachis devenant épineux après la chute des folioles chez plusieurs espèces du genre Astragale (*Astragalus*), les épines marginales des feuilles du Houx (*Ilex*), les aiguillons du Rosier (*Rosa*) et de la Ronce (*Rubus*);
- comme *organes de réserve*, le tubercule caulinair de la Pomme de terre (*Solanum*), le tubercule racinaire de la Carotte (*Daucus*), les divers tubercules du genre *Beta* : hypocotylaire de la Betterave rouge, mixte (hypocotylaire et racinaire) de la Betterave sucrière, les tubercules parfois mixtes du Panais (*Pastinaca*) et mixtes du Céleri-rave (*Apium graveolens*) qui sont, selon les niveaux, de nature caulinair, hypocotylaire ou racinaire (figure 10.1).

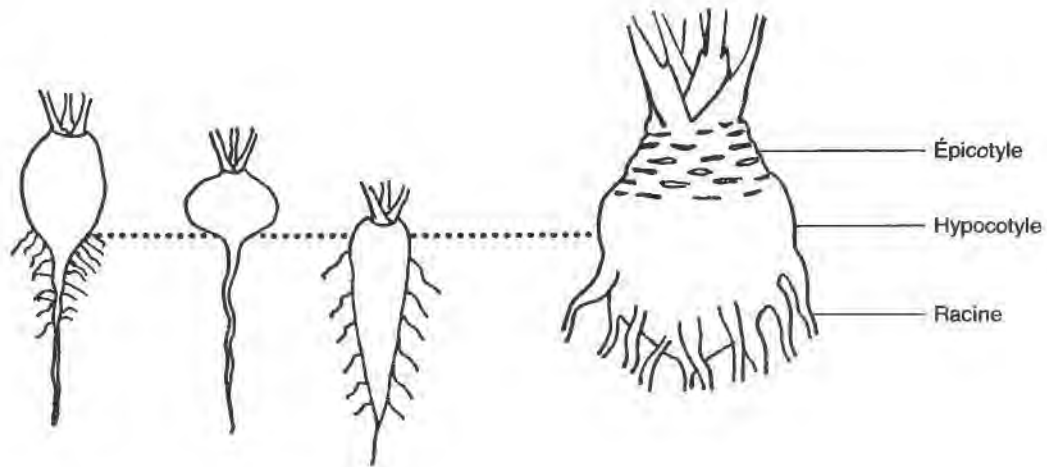
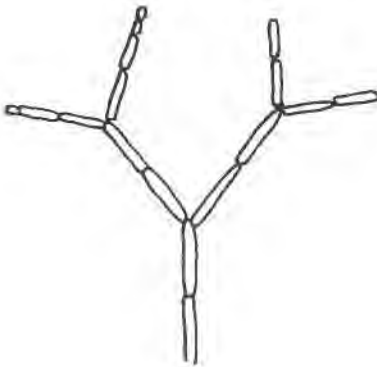


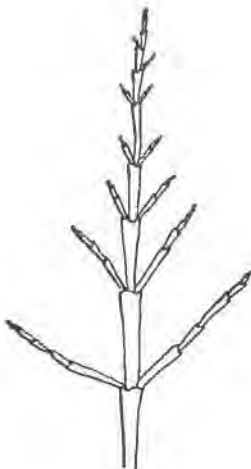
Figure 10.1
Organes analogues comme organes de réserve: les divers tubercules de Betterave et le tubercule du Céleri-rave dont les origines diffèrent; le pointillé indique la limite entre l'hypocotyle et la racine.

10.2 Formations homologues

a)



b)



Sont dits **homologues**, les organes ayant une *même valeur morphologique*, c'est-à-dire dérivant d'un même organe fondamental (tige, feuille ou racine), mais présentant des *formes très différentes* en rapport avec leur fonction propre, comme l'illustrent les exemples suivants.

Sont *homologues de tiges*, divers organes caulinaires tels les vrilles de Vigne (*Vitis*), les épines d'Aubépine (*Crataegus*) et de Citronnier (*Citrus*), les rhizomes de Menthe (*Mentha*), les stolons de Fraisier (*Fragaria*), les tubercules caulinaires de Pomme de terre (*Solanum*), les bulbes et les bulbilles de certaines espèces d'*Allium* (Ail et Oignon) et de Lis (*Lilium*).

Sont *homologues de feuilles*, les vrilles foliaires de Pois (*Pisum*), les épines des rameaux longs d'Épine-vinette (*Berberis*), les feuilles à urne des plantes carnivores (*Utricularia*, *Nepenthes*, *Sarracenia*). L'homologie foliaire des sépales, pétales, étamines, carpelles et sporophylles (formations porteuses d'organes reproducteurs chez des Fougères et certaines Gymnospermes) est discutée depuis longtemps.

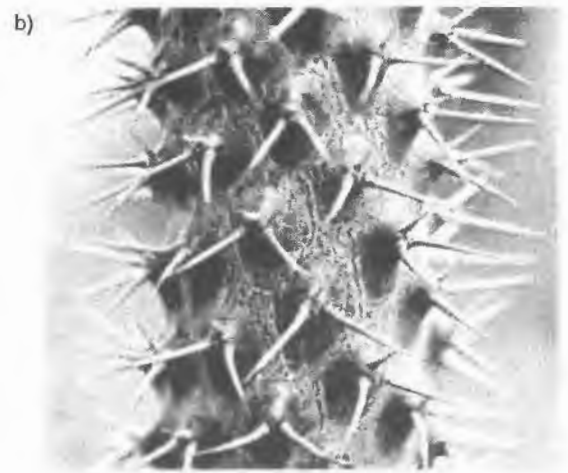
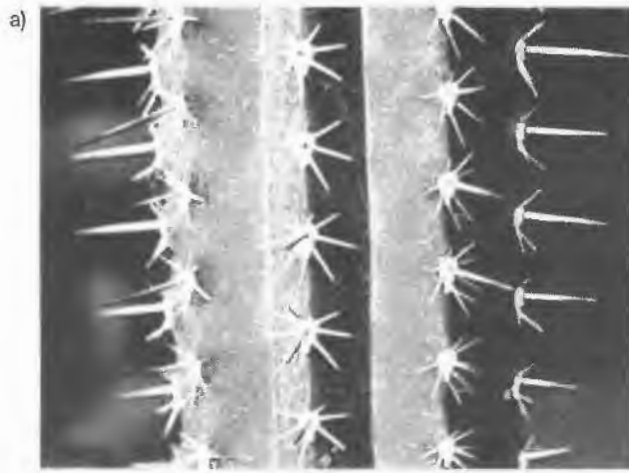
Sont *homologues de stipules*, les stipules foliacées de Pois (*Pisum*), les épines stipulaires de Robinier (*Robinia*).

Sont *homologues de racines*, les tubercules racinaires de *Dahlia*, de Carotte (*Daucus*), d'Orchis et de Betterave (*Beta*), les racines-suçoirs de Cuscuta (*Cuscuta*), les racines aériennes de *Pandanus* et de Palétuvier (*Avicennia*), les racines-piliers de certains *Ficus* épiphytes, les racines-crampons de Lierre (*Hedera*), les racines adventives épineuses de certaines Euphorbiacées (*Macaranga*), Arécacées (*Iriartea*), Pandanacées (*Pandanus*) et Dioscoracées.

10.3 Convergences morphologiques

Les **convergences morphologiques** se traduisent par de fortes ressemblances entre certains organes de l'appareil végétatif ou reproducteur de plantes occupant des positions très éloignées dans la systématique en raison de profondes différences structurales et florales.

Figure 10.2
Convergence homoplastique entre (a) *Rhipsalis salicornioides* et (b) la *Salicorne*.



Par exemple :

- *Salicornia europaea* (la Salicorne), une Chénopodiacée des milieux saumâtres, et une Cactacée, *Rhipsalis salicornioides*, (figure 10.2);
- des Euphorbiacées, des Asclépiadacées, des Apocynacées, des Cactacées et même quelques Astéracées du genre *Senecio* (Séneçon) présentent un port de plante grasse à tige charnue, succulente (figure 10.3) adaptée à des climats arides;
- plusieurs Ephédracées, Fabacées et Apiacées;
- *Linnaea borealis*, la Linnée boréale (Caprifoliacées) une plante suffrutescente et *Mitchella repens*, le Pain de perdrix (Rubiécées). Ces deux espèces sont des plantes rampantes; elles possèdent des feuilles opposées, orbiculaires et persistantes; leurs fleurs sont géminées (figure 10.4); de plus, elles croissent dans le même habitat.

Ces convergences sont **homoplastiques** si des éléments homologues constituent, dans des unités systématiques différentes, des organismes ou des organes semblables. Elles sont **hétéroplastiques** dans les cas où des structures similaires sont formées d'élé-

Figure 10.3
Convergence homoplastique entre (a) une Cactacée (*Cereus*), (b) une Apocynacée (*Pachypodium lameiri*) et (c) une Euphorbiacée (*Euphorbia trigona*).

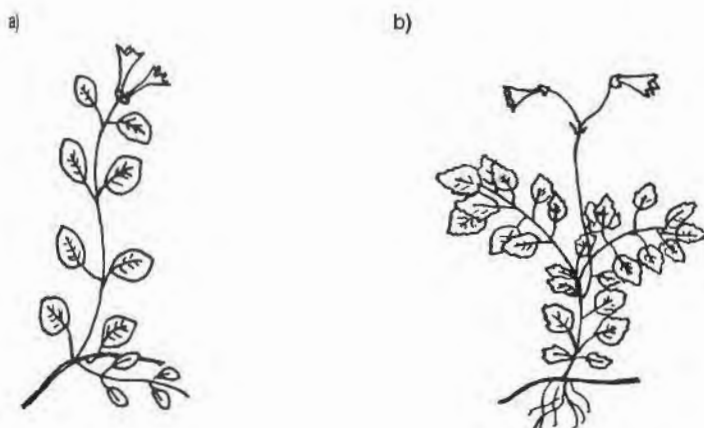


Figure 10.4
Convergence homoplastique entre (a) le Pain de perdrix et (b) la Linnée boréale.

ments très différents comme la cerise, fruit de *Prunus cerasus* de la famille des Rosacées (figure 13.30) et la graine de *Ginkgo*, Gymnosperme de la famille des Ginkgoacées (figure 14.12) (voir chapitres 13 et 14). Les capitules des Astéracées (Dicotylédones) et des Eriocaulacées, une petite famille de Monocotylédones, constituent un autre exemple de convergence hétéroplastique.

Tous les cas de convergence morphologique sont en relation étroite avec l'évolution des végétaux.

guide d'étude

Définir

- organes analogues
- organes homologues
- convergence morphologique
- convergence morphologique homoplastique
- convergence morphologique hétéroplastique

pour en savoir plus...

Sur la morphologie externe

CAMEFORT, H. (1977) *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations*. Doin, Paris.

CRÉTÉ, P. et GUIGNARD, J.-L. (1968) *Précis de Botanique*. Tome I et tome II. Masson, Paris.

DEYSSON, G. (1979) Tome II. *Organisation et classification des plantes vasculaires, 2e partie, Systématique*. SEDES, Paris.

GUIGNARD, J.-L. (1974) *Abrégé de botanique*. Masson, Paris.

GUINOCHET, M. (1965) *Notions fondamentales de Botanique Générale*. Masson, Paris.

JONES, S. B. & LUCHSINGER, A. E. (1979) *Plant Systematics*. McGraw-Hill Book Company, New York.

MARIE-VICTORIN (Frère) (1971) *Flore Laurentienne*. Les Presses de l'Université de Montréal.

WEIER, T. E., STOCKING C. R., BARBOUR, M. G. & ROST, T. L. (1982) *Botany*. John Wiley & Sons.

la reproduction sexuée

CHAPITRE 11 LA SEXUALITÉ DES SPERMATOPHYTES 125

- 11.1 De la multiplication cellulaire à la reproduction: mitose et méiose 125
- 11.2 Le cycle évolutif des Spermatophytes 128
- Guide d'étude 130

CHAPITRE 12 LA REPRODUCTION CHEZ LES ANGIOSPERMES 133

- 12.1 L'anthère 133
- 12.2 L'ovule 133
- 12.3 La formation des microspores et du pollen 134
- 12.4 La formation des mégaspores et du sac embryonnaire 137
- 12.5 Les étapes vers la fécondation 140
- 12.6 La fécondation 144
- 12.7 La dégradation de la sexualité 145
- 12.8 Les rythmes de floraison et de fructification 147
- Guide d'étude 148

CHAPITRE 13 GRAINES ET FRUITS 153

- 13.1 La graine 153
- 13.2 Le fruit 159
- 13.3 La dissémination des fruits et des graines 167
- 13.4 La germination des graines 168
- Guide d'étude 171

CHAPITRE 14 LA REPRODUCTION CHEZ LES GYMNOSPERMES 175

- 14.1 Caractères généraux 175
 - 14.2 L'appareil reproducteur mâle 176
 - 14.3 L'appareil reproducteur femelle 177
 - 14.4 L'embryon et la graine 179
 - Guide d'étude 181
-

la sexualité chez les Spermatophytes

11.1 De la multiplication cellulaire à la reproduction: mitose et méiose

La mitose et la multiplication cellulaire

Chez les Eucaryotes auxquels appartiennent les Spermatophytes, la multiplication cellulaire s'effectue grâce au mode de division nommé **mitose**. Celle-ci met en place des structures particulières par lesquelles s'effectue la transmission intégrale des caractères de la cellule mère à chacune des deux cellules filles. *Ces caractères héréditaires* sont déterminés par l'ADN (acide désoxyribonucléique), principal constituant de la **chromatine** qui est incluse dans le noyau. Les mitoses sont particulièrement nombreuses dans les zones de croissance appelées **méristèmes**, qui assurent l'accroissement des principaux organes (voir chapitres 15 et 24).

Pendant la mitose (figure 11.1), le noyau est le siège de phénomènes dont l'ensemble constitue la **caryocinèse**. Bien que la mitose se déroule de façon continue, les biologistes y distinguent quatre stades successifs, soit dans l'ordre: la **prophase**, la **métaphase**, l'**anaphase** et la **télophase**.

Au cours de la **prophase**, la chromatine du noyau en **interphase** (phase entre deux mitoses) se condense en **chromosomes** dont le nombre et la forme sont propres à chaque espèce. Dès le début de la prophase, *chaque chromosome apparaît dédoublé*, c'est-à-dire fendu longitudinalement, sauf au niveau de son **centromère** qui est essentiel pour son déplacement durant la division nucléaire. À ce stade, il est donc formé de deux **chromatides** car la synthèse de chromatine qui a donné lieu à ce dédoublement a déjà eu lieu pendant l'**interphase**, avant le début de la mitose. Une zone cytoplasmique particulière se différencie de part et d'autre du noyau, formant le **fuseau achromatique** (non colorable par les colorants cytologiques) sur les fibres duquel les chromosomes s'insèrent par leur **centromère**. Les nucléoles se résorbent et l'enveloppe nucléaire se fragmente.

En **métaphase**, les chromosomes sont disposés sur une plaque située à l'équateur du fuseau et nommée **plaque équatoriale**.

L'**anaphase** commence avec le dédoublement des centromères entraînant ainsi la séparation des chromatides et leur individualisation en chromosomes fils qui migrent chacun à un des pôles du fuseau.

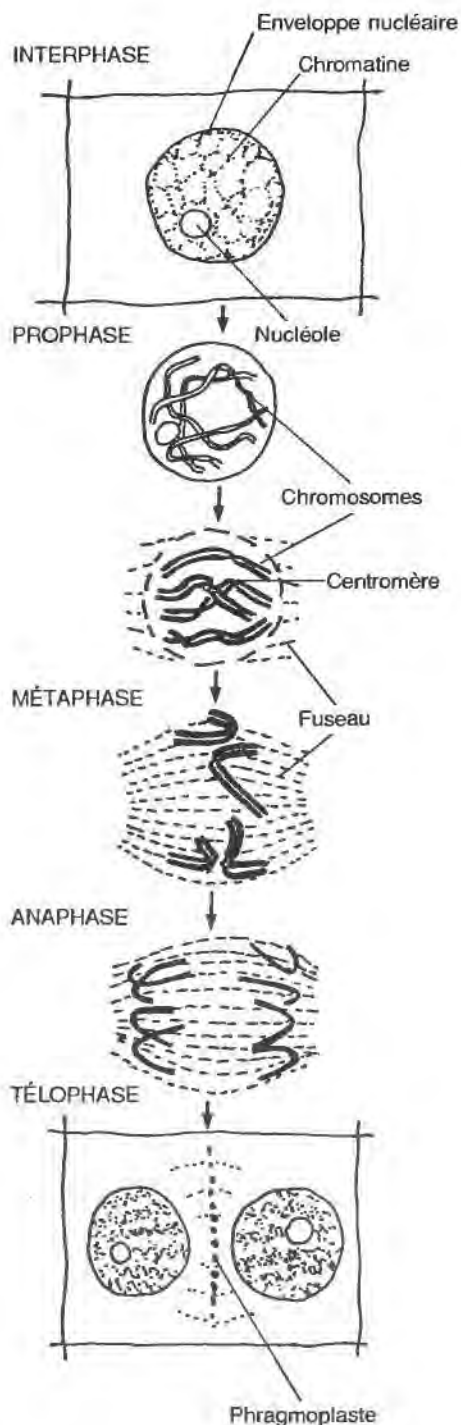


Figure 11.1
Déroulement de la mitose.

En **télophase**, un noyau fils s'organise à partir de chaque ensemble de chromosomes parvenu aux pôles du fuseau. Cette étape se déroule grâce à des phénomènes inverses de ceux de la prophase.

La mitose se termine par la **cytodiérèse (cytocinèse)** ou division de la cellule. Dès la fin de l'anaphase, de fines gouttelettes de substances pectiques provenant de l'appareil de Golgi s'accumulent au niveau du plan équatorial du fuseau. Par leur fusion, elles forment le **phragmoplaste**. Celui-ci prend la forme d'une lame qui s'étend de façon centrifuge jusqu'aux parois cellulaires. Son contenu deviendra ultérieurement la **lamelle moyenne** (voir chapitre 15).

Chez les **Thallophytes**, le cloisonnement cellulaire est centripète.

Le phénomène de la mitose garantit que *chaque noyau fils renferme la même information génétique. Celle-ci est identique à celle du noyau de la cellule mère*. En effet, dans chaque chromosome observé en prophase et en métaphase, les deux chromatides contiennent des informations identiques et s'individualisent en anaphase. En télophase, chaque noyau fils reçoit une de ces chromatides grâce au fuseau achromatique qui oriente et déplace ces dernières vers les pôles.

Dans l'ensemble, les étapes de la mitose sont identiques chez les animaux et les végétaux. Les principales différences résultent d'une part de l'absence de centrosomes chez la plupart des végétaux et, d'autre part, du mode de cloisonnement cellulaire, les cellules animales n'ayant pas de paroi squelettique.

La méiose et la reproduction sexuée

La reproduction sexuée nécessite la **fusion** de deux noyaux pour produire un descendant. Les cellules qui renferment un tel noyau sont les **gamètes**. Chez tous les végétaux supérieurs, les deux cellules qui vont fusionner possèdent une structure différente :

- les **gamètes mâles** ou **anthérozoïdes** (spermatozoïdes pour certains auteurs) sont petits, rarement mobiles et presque entièrement composés de matériel nucléaire;
- les **gamètes femelles** ou **oosphères** sont plus volumineux, incapables de se mouvoir par eux-mêmes et pourvus d'abondantes réserves de nourriture.

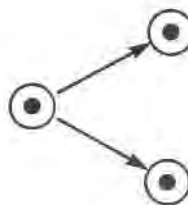


Figure 11.2
Dans la mitose, un noyau diploïde produit deux noyaux diploïdes (●, noyau diploïde).

Les gamètes possèdent normalement la moitié du nombre chromosomique des autres cellules du même organisme. S'il en était autrement, le nombre chromosomique doublerait à chaque génération. Or, pour une espèce donnée, le nombre chromosomique reste constant à chaque génération.

Dans les cellules autres que les gamètes, les **cellules somatiques**, chaque type de chromosome se présente en deux exemplaires identiques (par exemple, 46 chromosomes correspondant à 23 paires de **chromosomes homologues**), alors que les gamètes n'en contiennent qu'un exemplaire. C'est pourquoi les gamètes sont dits **haploïdes** (à n chromosomes), tandis que les cellules somatiques sont **diploïdes** (à $2n$ chromosomes). La fusion de deux gamètes haploïdes, l'un mâle, l'autre femelle, produit donc une cellule diploïde.

La réduction de moitié du nombre de chromosomes, nécessaire au maintien de la constance du nombre chromosomique d'une génération à l'autre, est assurée par une division cellulaire d'un type particulier nommée **méiose**. Celle-ci comprend deux divisions nucléaires successives (figure 11.3) et a lieu dans des cellules diploïdes spécialisées.

La mitose et la méiose se déroulent de façon très semblable mais elles diffèrent cependant par plusieurs aspects importants en relation avec leur rôle distinct dans la vie des êtres vivants. Ces différences se manifestent essentiellement pendant le déroulement des diverses étapes des deux phénomènes et dans le résultat final de ces derniers.

Au cours de la **prophase I** de la méiose, chaque chromosome s'apparie avec son homologue (figure 11.4). Peu après, chaque chromosome apparaît dédoublé, formant une **tétrade de chromatides**; en **métaphase I**, ce sont ainsi des tétrades chromosomiques qui s'insèrent à la plaque équatoriale du fuseau. En **anaphase I**, les chromosomes de chaque paire initiale se séparent l'un de l'autre. Lors de la deuxième division, en **anaphase II**, ce sont les chromatides de chaque chromosome (ou chromosomes fils) qui se séparent et montent chacune à un des pôles du fuseau. Au terme de la **télophase II** de la méiose, il se forme donc quatre cellules contenant chacune un noyau haploïde (n). Ces quatre cellules possèdent chacune la réplique d'un des chromosomes de chaque paire formée en prophase I.

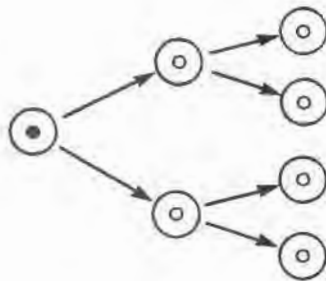


Figure 11.3

Dans la méiose, un noyau diploïde produit quatre noyaux haploïdes après deux divisions (●, noyau diploïde; ○, noyau haploïde).

PROPHASE I



Appariement des chromosomes homologues



Chaque chromosome apparaît dédoublé

MÉTAPHASE I



Tétrades de chromatides

ANAPHASE I



Les chromosomes de chaque paire initiale se séparent

MÉTAPHASE II



ANAPHASE II



Figure 11.4

Déroulement de la méiose.

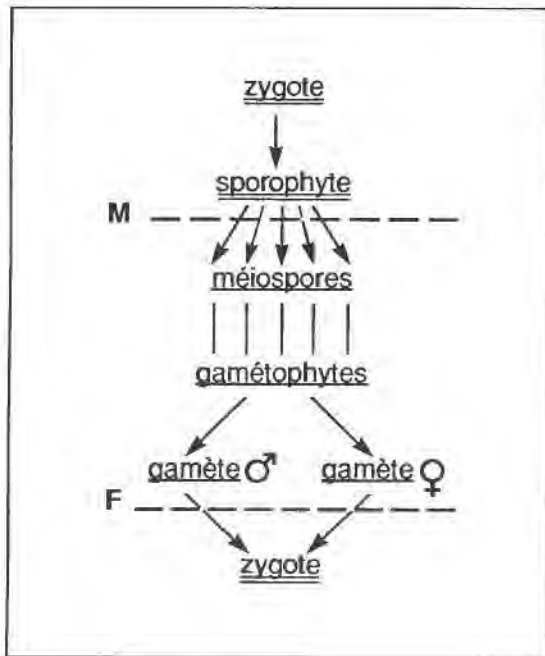
La **mitose** maintient donc la *constance du nombre chromosomique* dans les différentes cellules d'un organisme (figure 11.2), tandis que la **méiose** assure la formation de *noyaux dont le lot chromosomique est réduit de moitié* (figure 11.3), permettant ainsi, lors de la fécondation, de maintenir la *constance du nombre chromosomique de l'espèce d'une génération à la suivante*.

La **fécondation** complète l'ensemble des phénomènes de la reproduction sexuée par la fusion de deux gamètes haploïdes. Le résultat en est le rétablissement du nombre chromosomique $2n$ caractéristique d'une espèce donnée et la formation d'une cellule diploïde ($2n$), le **zygote**. Celui-ci est la première cellule d'un individu de la nouvelle génération de cette espèce.

Tout noyau, quel que soit son nombre chromosomique ($1n$, $2n$, $3n$, etc.) peut subir la mitose. Seuls, les noyaux à nombre chromosomique pair ($2n$, $4n$, $6n$, etc.) peuvent subir une méiose normale.

Tableau 11.1

Schéma général de la reproduction sexuée chez les végétaux (M, méiose; F, fécondation; -, haploïde; =, diploïde).



11.2 Le cycle évolutif des Spermatophytes

Indépendamment de la reproduction végétative qui n'est l'apanage que d'un nombre limité de végétaux et dont plusieurs exemples ont été cités précédemment (stolons, bulbes, bulbilles, bourgeons adventifs, etc.), tous les végétaux, ou presque, se reproduisent de façon sexuée.

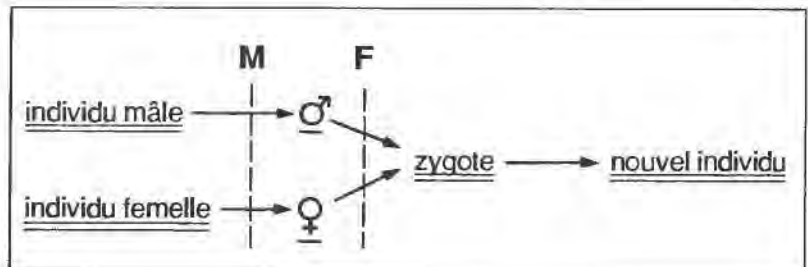
La reproduction sexuée se déroule obligatoirement en deux temps (tableau 11.1):

- la **méiose**, produisant des noyaux haploïdes à partir de noyaux diploïdes;
- la **fécondation**, assurant la fusion de deux gamètes haploïdes pour former le zygote diploïde.

Chez les animaux, les cellules issues de la méiose deviennent immédiatement des gamètes prêts à fusionner pour former de nouveaux individus (tableau 11.2). Chez les végétaux au contraire, ces cellules haploïdes subissent, dans la très grande majorité des cas, un *certain nombre de mitoses* au terme desquelles seront produits les gamètes.

Tableau 11.2

À titre comparatif: cycle évolutif des animaux supérieurs (-, haploïde; =, diploïde; M, méiose; F, fécondation).



Le cycle de développement ou cycle évolutif de la plupart des végétaux à reproduction sexuée comprend donc (tableau 11.1) :
 Une **phase diploïde**, avec un **sporophyte** ($2n$) issu de la germination du zygote et qui, après la méiose, produit des **méiospores** (n) ;
 Une **phase haploïde** avec un **gamétophyte** issu de la germination d'une méiospore et qui produit des **gamètes**.

Le terme **méiospore** souligne l'origine méiotique de ces spores par opposition aux spores directes fréquentes chez les Thallophytes où elles assurent généralement la multiplication végétative.

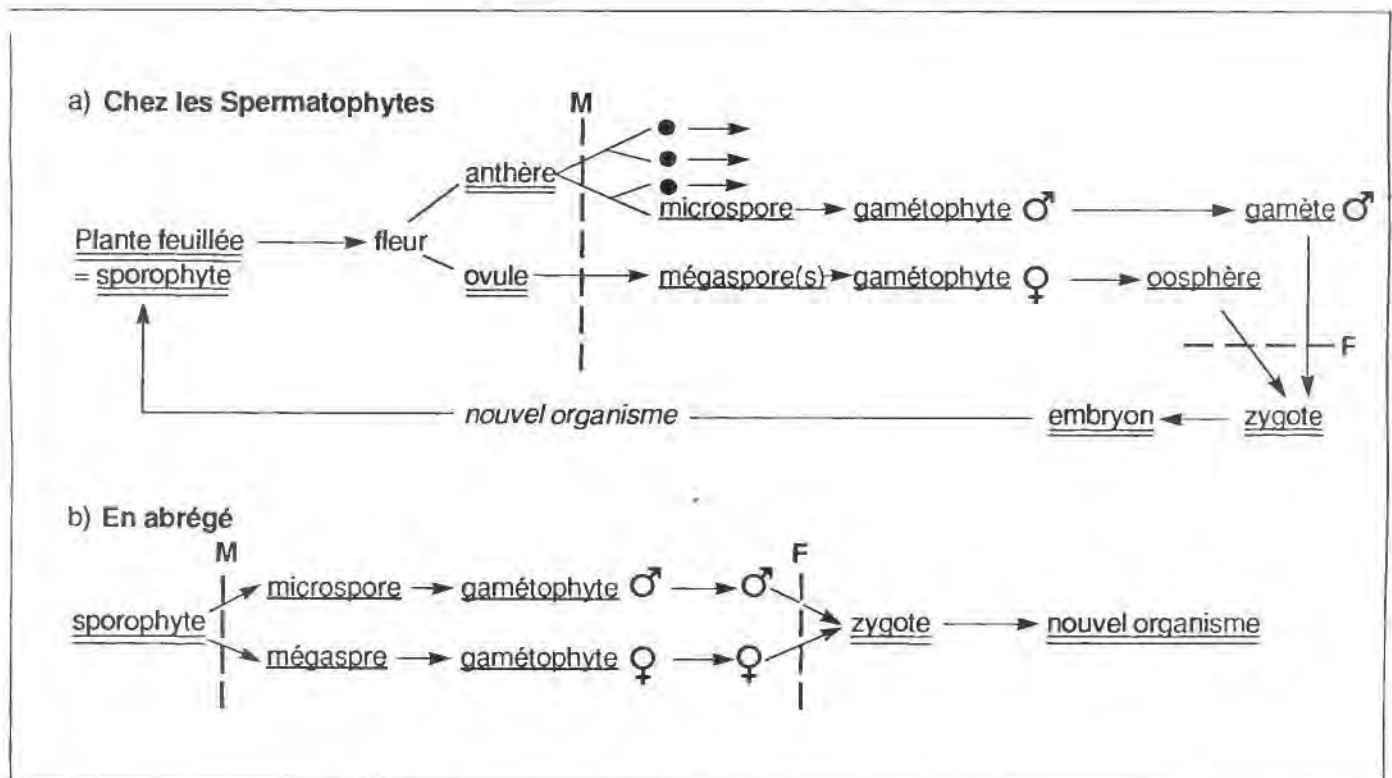
La durée des phases haploïde et diploïde varie selon les grandes unités systématiques. Chez les plantes considérées comme primitives, c'est la phase haploïde qui domine généralement ; par contre, chez les Spermatophytes et chez les Angiospermes, cette phase haploïde est considérablement réduite au bénéfice de la phase diploïde qui prédomine très largement. Dans l'ensemble du règne végétal, la diversité des cycles de développement est donc très grande et certains sont encore mal connus. Chez les Thallophytes, les cycles de développement diffèrent d'un groupe systématique à l'autre, surtout au niveau des embranchements et des classes.

Représentées dans la nature par un seul type d'individus indépendants, le sporophyte, les Spermatophytes sont des **haplobiontes**. Le fait que certaines espèces sont dioïques ne modifie pas la portée générale de cette définition pour l'ensemble de l'embranchement.

Les *Spermatophytes* possèdent un cycle de développement unique pour tous ses représentants. Les variantes de ce cycle se situent au niveau de la production des méiospores et de l'importance des gamétophytes.

Tableau 11.3

(a) et (b) Cycle évolutif des Spermatophytes: le gamète mâle est une cellule mobile chez les Gymnospermes primitives et un noyau chez les autres Gymnospermes ainsi que chez les Angiospermes (-, haploïde; =, diploïde; M, méiose; F, fécondation).



Le cycle de développement des Spermatophytes est caractérisé par deux phases, d'abord une phase diploïde qui est suivie d'une phase haploïde (tableau 11.3, a et b).

La phase diploïde ($2n$) est constituée par le sporophyte; c'est la plante visible à l'oeil nu et dont la morphologie externe fait l'objet de la deuxième partie de ce volume. Elle produit au terme de la méiose deux types de méiospores haploïdes (n):

- les **microspores**, formées dans les sacs polliniques et qui évolueront en grains de pollen;
- les **mégaspores** ou **macrospores**, formées dans l'ovule.

La phase haploïde (n) comporte:

- un **gamétophyte mâle** (n), issu de la germination des microspores et produisant les gamètes mâles ou **anthérozoïdes**;
- un **gamétophyte femelle** (n), provenant du développement de la mégaspore à l'intérieur de l'ovule; ce gamétophyte femelle vivant en parasite sur le sporophyte produit le gamète femelle ou **oosphère**.

La fécondation, c'est-à-dire la fusion du gamète mâle et de l'oosphère, rétablit l'état diploïde dans le cycle évolutif. Le **zygote** ($2n$) est la première cellule d'un nouveau sporophyte diploïde, dont la phase embryonnaire se déroule également sur le sporophyte parental, sauf chez quelques Gymnospermes primitives.

guide d'étude

Définir ou décrire

11.1 mitose

- méristème
- caryocinèse
- prophase
- métaphase
- anaphase
- télophase
- interphase
- chromosome
- centromère
- chromatide
- fuseau achromatique
- plaque équatoriale
- cytodiérèse ou cytokinèse
- substances pectiques
- phragmoplaste
- lamelle moyenne
- méiose
- gamète
- anthérozoïde
- oosphère
- cellule somatique
- chromosomes homologues

haploïde
diploïde
prophase I
tétrade de chromatides
métaphase I
anaphase I
anaphase II
télophase II
fécondation
zygote

11.2 cycle de développement ou cycle évolutif

phase diploïde
sporophyte
méiospore
phase haploïde
gamétophyte
microspore
mégaspore ou macrospore
gamétophyte mâle
gamétophyte femelle

Quelques questions

Quel est le rôle de la mitose?

Quel est le rôle de la méiose?

Dresser un tableau comparatif du déroulement de la mitose et de la méiose.

En quoi consiste la fécondation et quel en est le rôle?

Quel est le cycle évolutif des Spermatophytes?

la reproduction chez les Angiospermes

Si la fleur est l'organe reproducteur des Angiospermes, c'est dans l'anthere et dans le gynécée ou pistil seulement que se déroulent les phénomènes reproducteurs de ce groupe.

12.1 L'anthere

Partie fertile de l'étamine, l'anthere est formée de *deux loges* situées de part et d'autre du connectif; chacune d'elles comporte, de l'extérieur vers l'intérieur (figure.12.1):

- l'**épiderme**, tissu de revêtement;
- des **tissus mécaniques** assurant l'ouverture de l'anthere mûre et permettant la dispersion des grains de pollen;
- des assises transitoires;
- le **tapis**, constitué d'assises nourricières qui contribuent à la formation et à la différenciation du pollen;
- quelques **tissus conducteurs**;
- deux **sacs polliniques**, dont les cellules subiront la *méiose* et où s'effectuera la différenciation des **grains de pollen**.

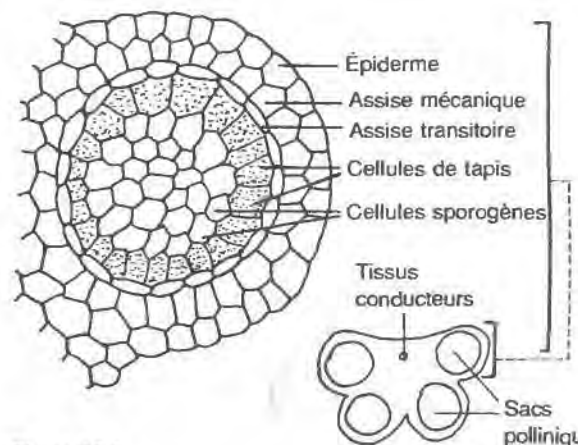


Figure 12.1
Structure de l'anthere.

12.2 L'ovule

L'**ovule** est la partie fertile de l'ovaire. C'est un organe généralement arrondi, blanchâtre, atteignant à peine 1mm de diamètre.

Morphologie de l'ovule

L'ovule comporte trois parties (figure.12.2):

- le **nucelle**, corps massif central;
- un ou deux **tégument(s)**, enveloppe(s) concentrique(s) entourant le nucelle et ménageant une petite ouverture apicale, le **micropyle**;
- le **funicule**, fin cordon plus ou moins allongé, reliant l'ovule au placenta et dont le point d'insertion sur l'ovule constitue le **hile**.

La **chalaze** est la zone où le tégument interne s'individualise à partir du nucelle; c'est également le niveau où se terminent les tissus conducteurs.

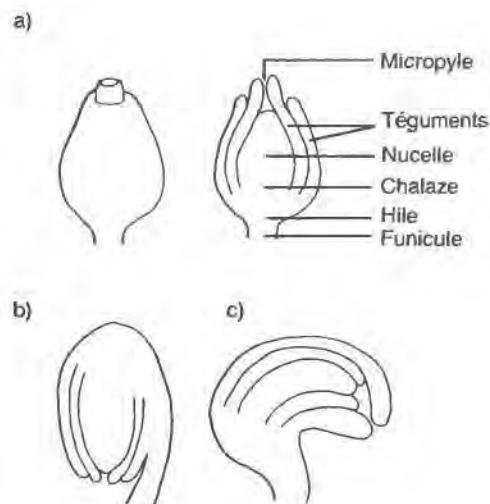


Figure 12.2
Types d'ovules: (a) ovule orthotrope (à gauche, aspect général et, à droite, coupe longitudinale); (b) coupe longitudinale d'un ovule anatrophe et (c) d'un ovule campylotrope.

Nombre de téguments

Chez les Angiospermes, l'ovule peut être entouré d'un ou, plus fréquemment, de deux téguments (figure 12.3); le premier est **unitégminé**, le second, **bitégminé**. Chez les Angiospermes dont l'ovule est unitégminé, cette structure peut résulter de la soudure des deux téguments en une seule pièce au cours de l'évolution ou de la présence d'un seul tégument depuis l'existence de ces groupes.

Types d'ovules

D'après la *disposition respective du hile, de la chalaze et du micropyle*, on distingue trois types d'ovules (figure 12.2):

- l'**ovule orthotrope**, type peu répandu, dans lequel le hile, la chalaze et le micropyle sont dans le prolongement l'un de l'autre;
- l'**ovule campylotrope**, où l'axe hile-chalaze-micropyle s'incurve d'environ 90° au-dessus de la chalaze;
- l'**ovule anatrophe** ou **renversé**, dans lequel le micropyle se rapproche encore plus du hile que dans le type précédent. Dans ce troisième type, le plus fréquent, le tégument est longuement soudé au funicule par le **raphé**.

Nombre d'ovules par loge

Ce nombre est généralement identique à l'intérieur d'une même famille mais il diffère souvent d'une famille à une autre, même si celles-ci sont voisines dans la classification.

Quand le nombre d'ovules par loge est peu élevé (un ou deux), il est habituellement le même pour toutes les loges d'un même ovaire. Cette règle ne se vérifie habituellement pas lorsque le nombre d'ovules est élevé.

Chez les Caprifoliacées, la Symphorine (*Symphoricarpos*) présente le cas particulier d'un ovaire quadriloculaire possédant deux loges uniovulées et deux loges pluriovulées.

12.3 La formation des microspores et du pollen

Dans les ébauches d'étamines, deux bandes longitudinales de cellules sous-épidermiques par loge se différencient en **archéspores** caractérisées par leur grande taille et leur noyau volumineux (figure 12.4 et tableau 12.1).

Un cloisonnement tangentiel dans chacune de ces cellules délimite une **cellule pariétale** sous-épidermique et une **cellule sporogène** plus profonde.

La cellule pariétale contribue à la formation des différentes assises de l'anthere comprises entre l'épiderme et le sac pollinique: l'assise mécanique, les assises transitoires et le **tapis**.

Les cellules sporogènes se multiplient par des mitoses répétées qui produisent les **cellules mères du pollen**. De grandes dimensions et

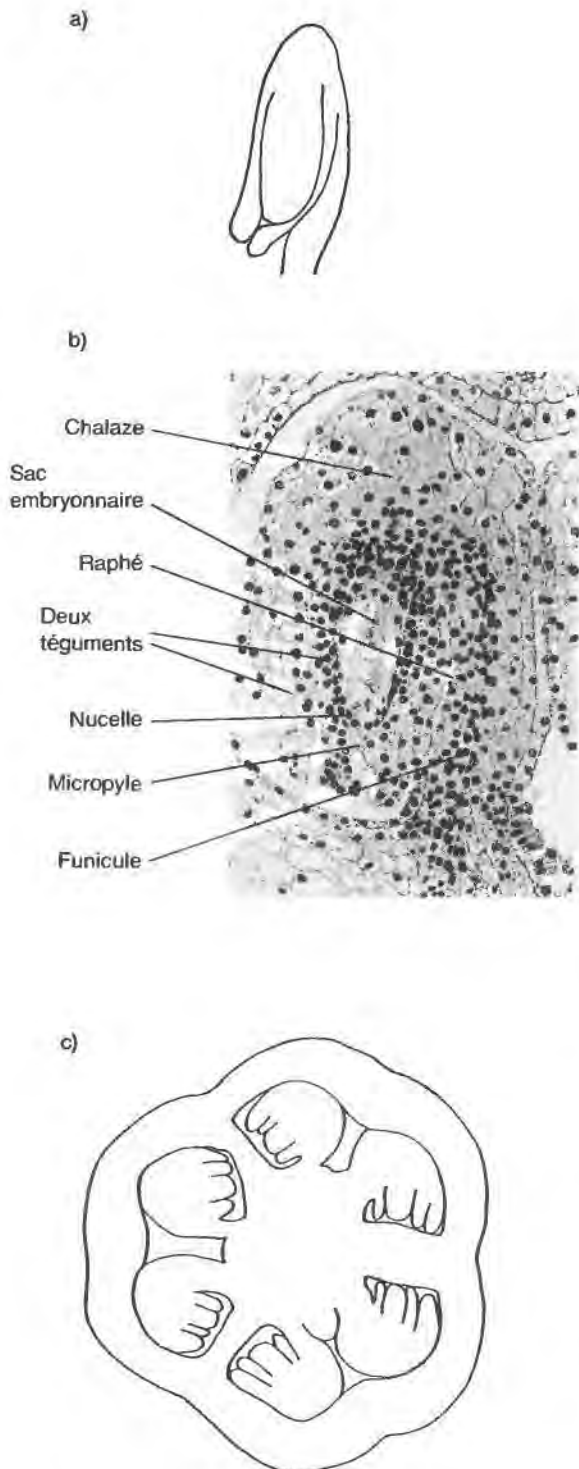
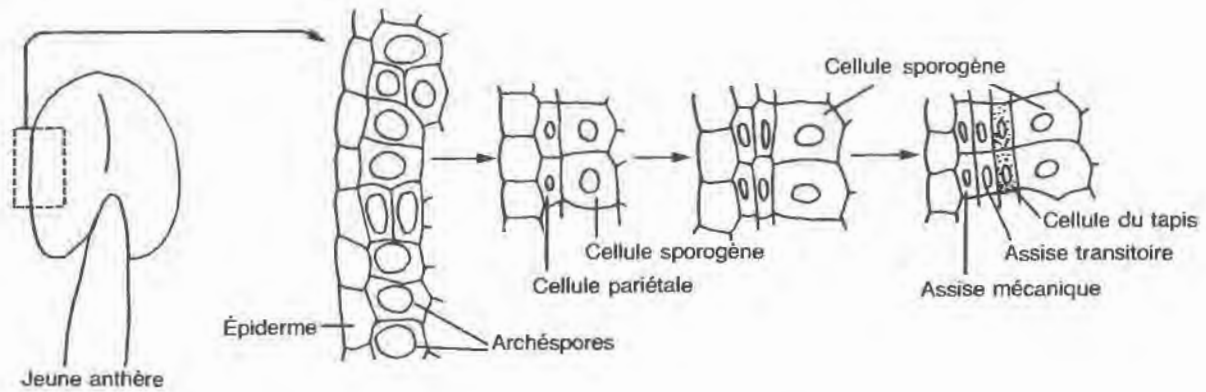


Figure 12.3

(a) Ovule unitégminé de Saule, (b) ovule bitégminé de Lis; (c) disposition des ovules dans une coupe transversale de jeune ovaire de Lis.



à noyau volumineux, ces cellules sont réparties en quatre massifs correspondant chacun à un sac pollinique (figure 12.1).

Ensuite, *chaque cellule mère subit la méiose* et produit, à l'intérieur de sa paroi, quatre cellules haploïdes, les méiospores ou **tétraspores**, réunies en **tétrades** (figure 12.6). Les modalités du cloisonnement au cours de la méiose et la disposition des tétraspores diffèrent selon les grandes unités systématiques (figure 12.6).

La différenciation des couches de la paroi des grains de pollen commence *avant* la dissémination des tétrades. Chacun des quatre noyaux d'une tétrade mène à la formation d'un *grain de pollen isolé*, sauf chez les Cypéracées, où trois des quatre noyaux dégénèrent. Dans certains cas, le pollen reste *groupé en tétrades* (Éricacées et Typhacées notamment) ou en *pollinies* (Orchidacées et Asclépiadacées, figure 8.14).

Les microspores se divisent avant leur dissémination (figure 12.5). Cette mitose produit une **cellule végétative** de grande taille et une **cellule générative** ou **spermatogène**, souvent lenticulaire (figure 12.7). Dans la plupart des cas, les grains de pollen possèdent cette organisation interne au moment de l'**anthèse** et ce n'est qu'après la pollinisation qu'une mitose de la cellule spermatogène produit les deux gamètes mâles (figure 12.20).

Figure 12.4

Coupe longitudinale dans une portion de jeune anthère: la division des cellules sous-épidermiques produit plusieurs assises de cellules dont les plus profondes deviendront les cellules mères du pollen et les autres, les différentes assises de la paroi de l'anthère.

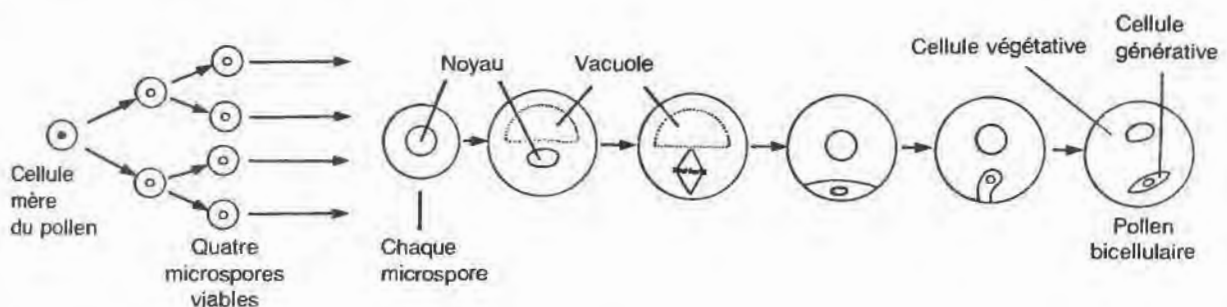


Figure 12.5

Méiose et développement de la microspore en grain de pollen (l'exine n'est pas représentée): les microspores issues de la méiose subissent au moins une mitose avant leur dissémination (●, noyau diploïde; ○, noyau haploïde).

Tableau 12.1:

Développement de l'anthere et du grain de pollen (-, haploïde; =, diploïde).

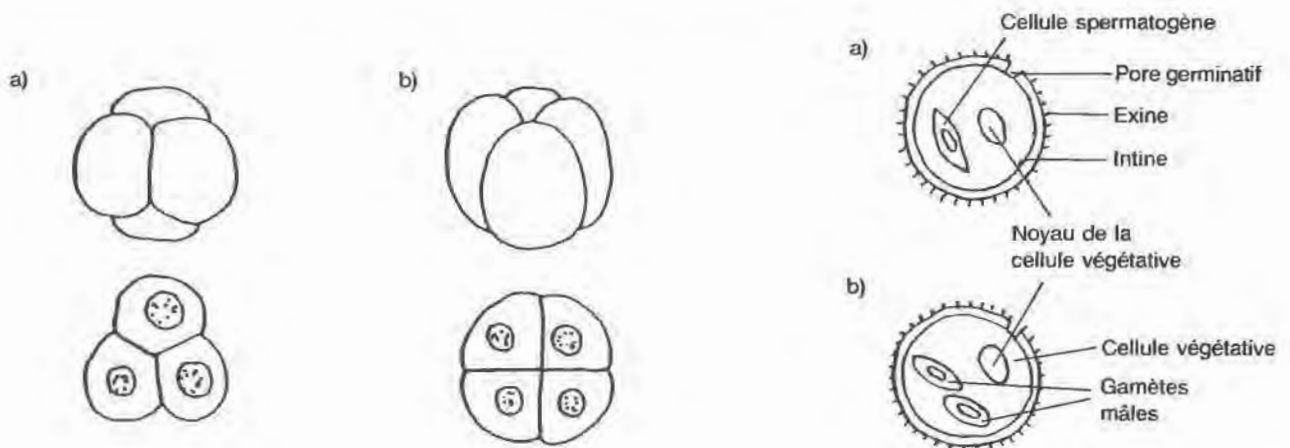
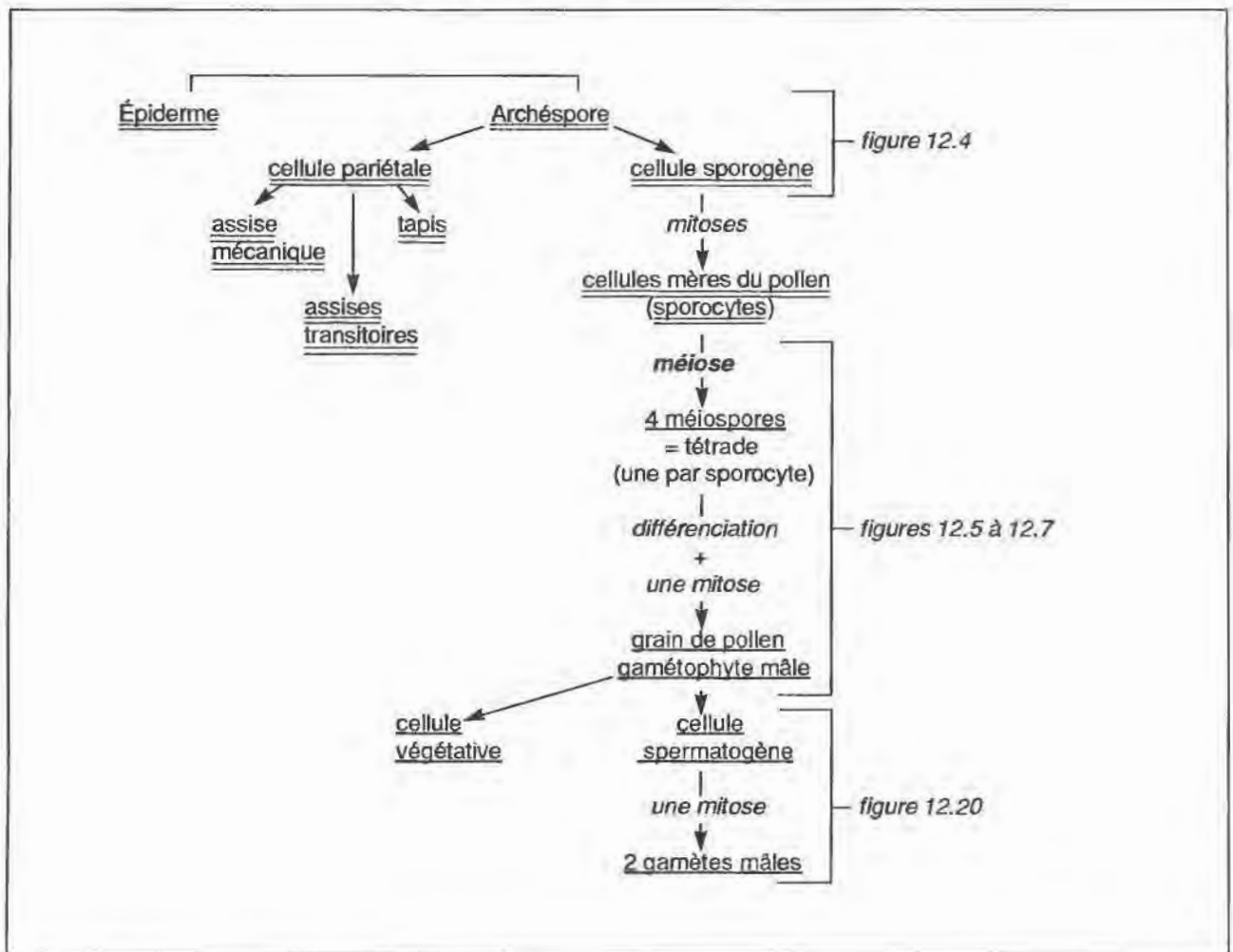


Figure 12.6

L'organisation des tétrades diffère selon les groupes systématiques: (a) chez la plupart des Dicotylédones, les microspores sont disposées suivant les sommets d'un tétraèdre; (b) chez la plupart des Monocotylédones, les quatre microspores sont dans un même plan (première rangée, vue d'ensemble; deuxième rangée, en coupe).

Figure 12.7

Structure du grain de pollen mûr: (a) bicellulaire, tricellulaire.

Dans certaines familles cependant, comme les Apiacées, les Boraginacées, les Astéracées, etc., la division de la cellule spermatogène et la production des deux gamètes mâles ont lieu avant l'anthèse (figure 12.7).

Au moment de leur libération, les grains de pollen seront donc binucléés ou trinucléés selon la position systématique de l'espèce.

Dans les cas de *déhiscence longitudinale* (figure 12.8) et de *déhiscence valvaire* de l'anthère, l'ouverture de celle-ci est possible grâce à l'**assise mécanique** dont les cellules portent des bandes lignifiées sur toutes les parois sauf sur la paroi externe (figure 12.9). À la maturité de l'anthère, la dessiccation des tissus entraîne une contraction des parois externes restées cellulosiques (figure 12.9) permettant à la paroi de l'anthère de s'enrouler après avoir déchiré les cellules non lignifiées de la ligne de déhiscence. Dans les cas de *déhiscence poricide*, une destruction locale des tissus forme un pore par où peuvent s'échapper les grains de pollen.

Moment de la méiose dans l'anthère

Le plus souvent, la méiose précède immédiatement l'épanouissement de la fleur. Toutefois, chez les espèces dont la floraison est très précoce, la méiose peut avoir lieu dans le courant de l'été ou de l'automne précédent.

12.4 La formation des mégaspoires et du sac embryonnaire

Comme l'étamine, l'ovule est un *sporangé* (organe produisant une ou plusieurs méiospoires) mais une seule cellule y subit la méiose.

Au cours de la formation de l'ovule sur le placenta et lorsque s'ébauche l'enveloppe tégumentaire, une cellule sous-épidermique du nucelle se transforme très tôt en **cellule archésporiale** ou **archéspore**, caractérisée par de grandes dimensions, un noyau volumineux et un cytoplasme très dense (figure 12.11, a).

Dans les ovules **ténuinucellés**, à nucelle peu développé, cette cellule sous-épidermique est la **cellule mère des mégaspoires** ou **cellule sporogène** (figure 12.11, b et c).

Dans le cas des ovules **crassinucellés**, à nucelle volumineux, la **cellule archésporiale** subit une mitose qui produit une **cellule pariétale** sous-épidermique et la **cellule mère des mégaspoires** située plus profondément (figure 12.11, c). Par des divisions répétées, la cellule pariétale produit plusieurs assises de cellules coiffant la cellule mère des mégaspoires, ce qui caractérise les ovules **crassinucellés** (figure 12.10).

Dans ces deux types d'ovules, la cellule mère des mégaspoires produit, en subissant la *méiose*, quatre **mégaspoires haploïdes**. La disposition et le sort de ces mégaspoires sont variables. Dans le cas le plus fréquent, elles sont disposées linéairement, l'une sous l'autre, sous le micropyle et, seule, la plus profonde poursuit son évolution en **gamétophyte femelle** (figure 12.11, b₁).

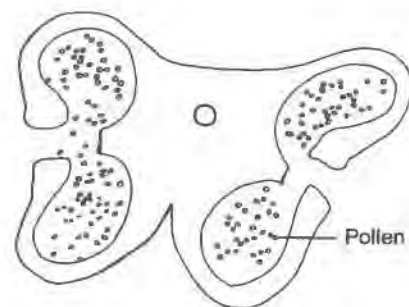


Figure 12.8
Coupe transversale dans une anthère de Lis au début de l'anthèse.

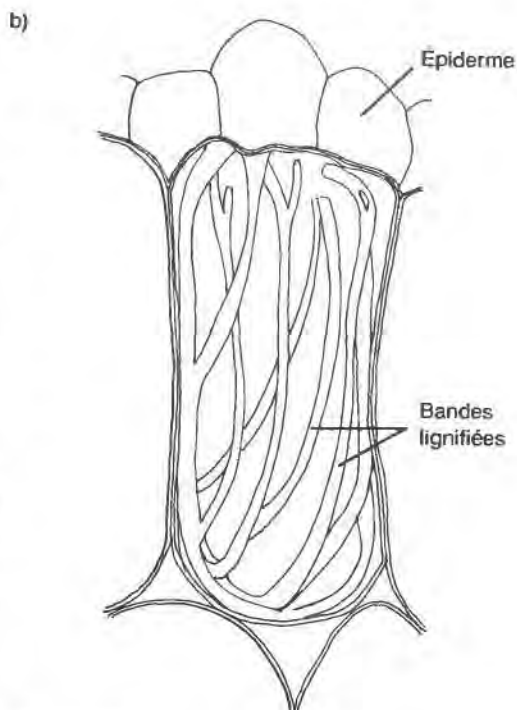
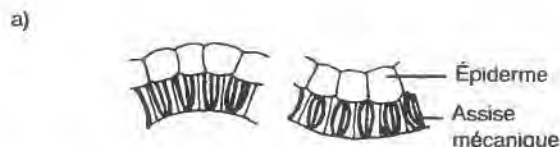


Figure 12.9
(a) Mode de fonctionnement des cellules lignifiées de l'assise mécanique permettant la déhiscence de l'anthère à maturité, (b) épaississements lignifiés dans une cellule de l'assise mécanique d'une anthère de Lis.

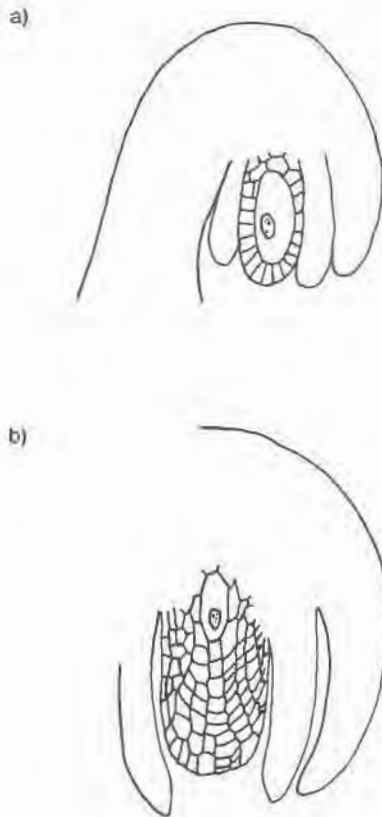


Figure 12.10
(a) Ovule tenuinucellé, (b) ovule crassinucellé.

Homologue du grain de pollen, le gamétophyte femelle ou **sac embryonnaire** produit le gamète femelle ou **oosphère** (figure 12.11 et tableau 12.2).

On distingue plusieurs types de développement du sac embryonnaire selon le nombre (1, 2 ou 4) et le sort des mégaspoires participant à sa formation.

Les **sacs monosporiques** sont formés à partir d'une seule mégaspore. Ce cas se présente dans environ 70% des sacs embryonnaires déjà étudiés. Il en existe de nombreuses variantes mais celle du *Polygonum*, la Renouée, est généralement considérée comme classique; cette variante sera décrite d'abord; lui succèdera l'étude d'un **sac tétrasporique** du type *Fritillaria*, la Fritillaire, qui se rencontre également chez le Lis (*Lilium*) et à la formation duquel participent quatre mégaspoires.

Cas classique: le sac monosporique de *Polygonum*

Des quatre mégaspoires disposées linéairement, les trois supérieures dégénèrent; la quatrième, qui devient fonctionnelle, s'agrandit considérablement (figure 12.11, b1).

L'espace occupé par cette mégaspore est nommé **sac embryonnaire**; celui-ci est allongé et présente deux pôles: le **pôle micropylaire**, situé du côté du micropyle, et le **pôle chalazien**, proche de la chalaze.

Au terme de la première division de la mégaspore, un noyau se place à chacun des pôles du jeune sac embryonnaire. Deux divisions successives portent ensuite à huit le nombre des noyaux contenus dans le sac embryonnaire qui reste cénocytique.

Un **cénocyte** est une cellule à plusieurs noyaux dont la division n'est pas suivie d'une cytodiérèse.

Ces huit noyaux sont répartis en deux groupes de quatre disposés chacun à un pôle du sac embryonnaire.

Au pôle micropylaire se délimitent trois cellules: une **oosphère** médiane, flanquée de deux **synergides**, le quatrième noyau restant libre.

Au pôle chalazien, s'individualisent les trois **cellules antipodes** et le quatrième noyau reste libre.

Les noyaux restés libres, un à chaque pôle, migrent vers le centre du sac embryonnaire où ils forment les **noyaux polaires**.

Cas du sac tétrasporique de *Fritillaria* et de *Lilium*

Dans ce cas, aucun des quatre noyaux provenant de la méiose ne dégénère. Ils restent à l'intérieur de la cellule mère des mégaspoires; celle-ci, en ne se cloisonnant pas, constitue un cénocyte à quatre noyaux libres (figure 12.11, b2).

Un de ces noyaux s'isole au pôle micropylaire; les trois autres se groupent au pôle chalazien où ils fusionnent, formant un noyau triploïde.

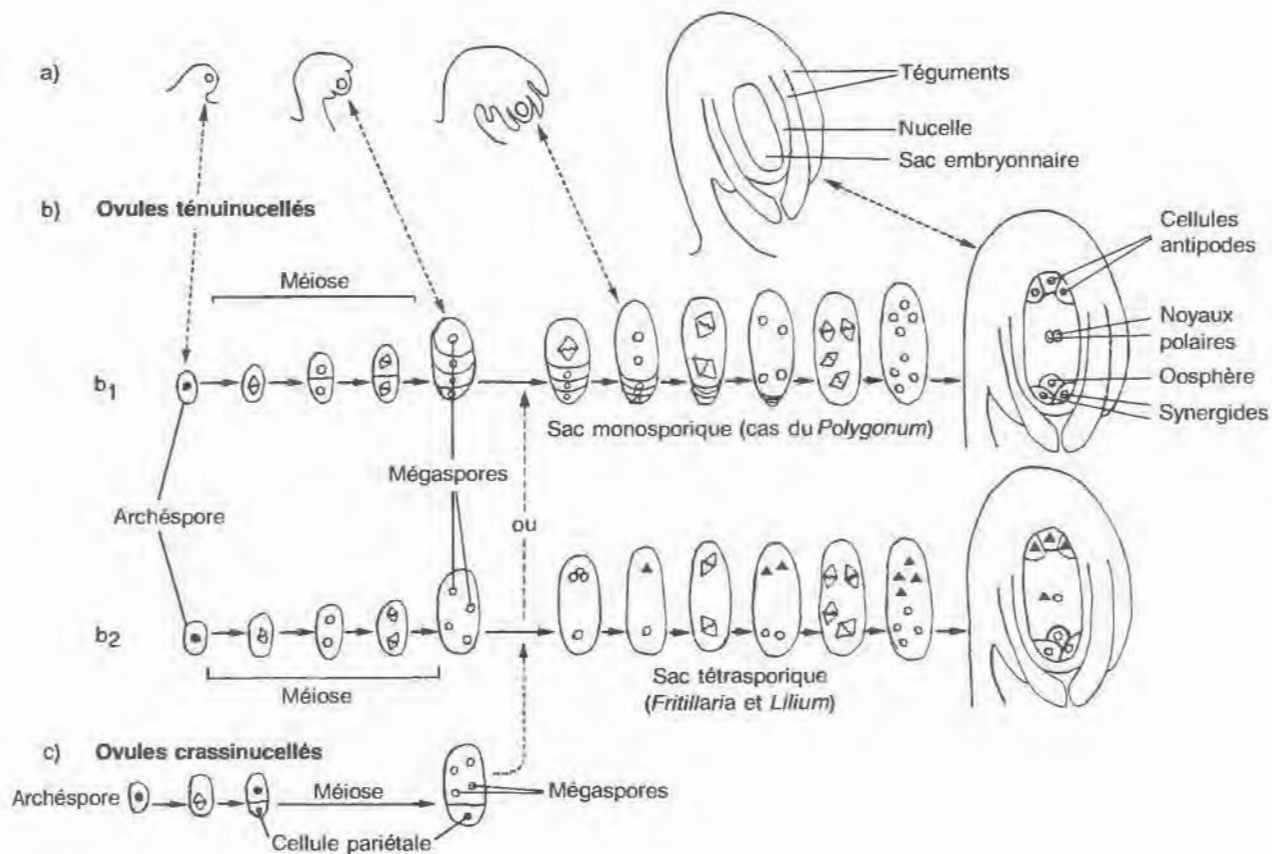
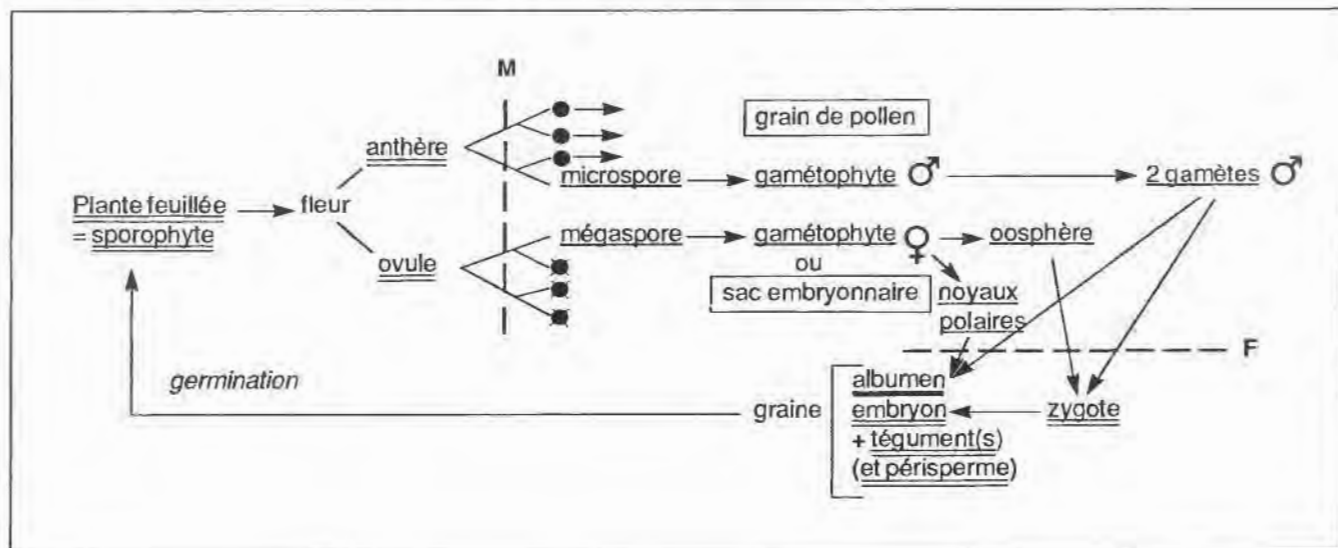


Figure 12.11
Formation de l'ovule et développement des sacs embryonnaires monosporique et tétrasporique dans les ovules tenuinucellés et crassinucellés (○, noyau haploïde; ●, noyau diploïde; ▲, noyau triploïde).

Tableau 12.2
Cycle évolutif détaillé des Angiospermes possédant un sac embryonnaire monosporique (-, haploïde; =, diploïde; —, triploïde; M, méiose; F, fécondation).



a)



b)

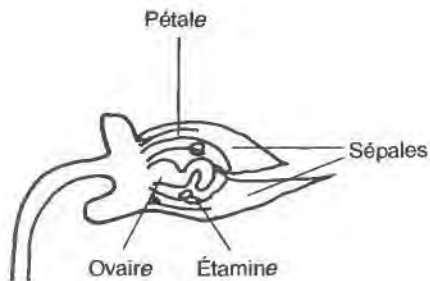


Figure 12.12

(a) Fleur chasmogame et (b) fleur cléistogame de *Viola*.

Deux mitoses successives de ces noyaux produisent:

- un groupe de quatre noyaux *haploïdes* au pôle micropylaire;
- un groupe de quatre noyaux *triploïdes* au pôle chalazien.

Le sac embryonnaire se cloisonne et s'organise alors comme dans les sacs monosporiques. L'oosphère et les deux synergides sont donc *haploïdes* dans les deux cas. Chez *Fritillaria* et *Lilium* cependant, les trois cellules antipodes sont *triploïdes* et, des deux noyaux polaires, l'un, petit, est *haploïde*, le second, volumineux, est *triploïde*.

L'oosphère

Cette cellule, la plus volumineuse du sac embryonnaire, est le *gamète femelle*. Son noyau est très chromatique (fortement colorable par des colorants cytologiques), son cytoplasme est très dense et vacuolisé.

Les synergides

Des formations rappelant des canalicules et présentant les réactions de la cellulose ont été observées dans la partie supérieure de ces cellules. On suppose que les synergides excrètent par cette voie une substance chimiotropique qui attirerait et guiderait l'extrémité du tube pollinique.

Les noyaux polaires

Leur migration et leur rapprochement au centre du sac embryonnaire ne précèdent pas toujours immédiatement leur fusion. Il arrive que celle-ci ne se réalise qu'au moment même de la fécondation.

Les antipodes

Ces cellules jouent un rôle nutritif. Elles sont également traversées par des matières nutritives qui pénètrent dans l'ovule par la chalaze. Elles disparaissent après la fécondation mais persistent parfois longtemps.

12.5 Les étapes vers la fécondation

Les étapes menant à la fécondation sont: la **pollinisation**, la **germination du pollen** sur le stigmate et la **progression du tube pollinique** à travers les tissus du style et de l'ovule.

La pollinisation

La pollinisation est le transport du pollen, libéré par les étamines d'une fleur, sur un stigmate. La possibilité ou l'impossibilité pour le pollen d'une fleur de parvenir sur le stigmate de cette même fleur et d'y rendre la fécondation possible permet de distinguer les deux principaux types de pollinisation soit l'**autopollinisation** ou **autogamie** et la **pollinisation croisée** ou **allogamie**.

Autopollinisation (figure 12.12)

Chez les fleurs **chasmogames**, dont le périanthe peut s'épanouir et où la fécondation croisée est possible, l'autopollinisation n'est pas obligatoire. Elle constitue même un phénomène exceptionnel chez les végétaux mais, là où elle existe, elle peut être favorisée par divers

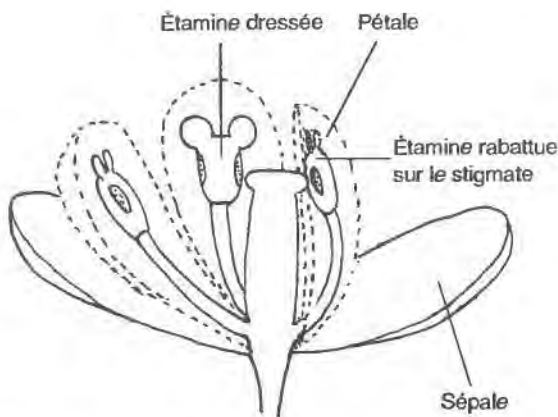


Figure 12.13

Autopollinisation favorisée par le mouvement des étamines se rabattant au moindre choc sur le stigmate chez l'Épine-vinette.

mécanismes: mouvements des étamines (figure 12.13), position des anthères, etc.

L'autopollinisation est fréquente chez les Poacées cultivées (le Blé, *Triticum*; l'Orge, *Hordeum*; l'Avoine, *Avena*) et chez certaines Fabacées (*Pisum*, le Pois; *Phaseolus*, le Haricot).

L'autopollinisation est obligatoire, parce que seule possible, dans les fleurs **cléistogames**, qui ne s'épanouissent pas. La pollinisation et la fécondation y ont lieu dans le bouton floral. La cléistogamie peut être saisonnière; les Violettes (*Viola*, figure 12.12), des espèces de Lamier (*Lamium*) à fleurs rouges et d'autres plantes possèdent des fleurs chasmogames et des fleurs cléistogames mais ces deux types de fleurs apparaissent à des périodes différentes de l'année.

La pollinisation croisée

Dans ce mode de pollinisation, le pollen d'une fleur est déposé sur le stigmate d'une autre fleur. Celle-ci peut être portée par la plante qui a émis le pollen ou se trouver sur une autre plante.

La *pollinisation croisée favorise un brassage génétique*. Elle est facilitée par plusieurs mécanismes comme la dioecie, la monoecie, la dichogamie, des conformations morphologiques particulières et l'autostérilité.

Dans la **dioecie**, les fleurs mâles et femelles sont portées par des individus différents (*Salix*, le Saule; *Humulus*, le Houblon; *Cannabis*, le Chanvre).

Il y a **monoecie** lorsque chaque individu porte à la fois des fleurs mâles et des fleurs femelles (*Begonia*, par exemple).

Dans la **dichogamie** ou *séparation des sexes dans le temps*, les étamines et le gynécée des fleurs hermaphrodites ne parviennent pas simultanément à maturité. On distingue dans ce cas:

- la **protandrie**, si les étamines sont mûres les premières (nombreuses Lamiacées et Apiacées, etc.);
- la **protogynie**, dans le cas contraire (*Atropa bella-donna*, la Belladone, etc.).

Des *conformations particulières* empêchent parfois le pollen d'une fleur de polliniser le stigmate de la même fleur. Ces dispositifs se rencontrent dans beaucoup de fleurs très différenciées adaptées à la pollinisation par les insectes comme les Orchidacées (figure 12.14).

L'**hétérostylie**, un autre exemple, consiste en la formation de fleurs différant par la longueur du style chez certaines espèces, comme certaines Primevères (*Primula*, figure 12.15) et la Salicaire (*Lythrum salicaria*). La position des étamines, la dimension du pollen et la structure des stigmates ne sont pas identiques dans les fleurs longistylées (à style long) et brévistylées (à style court).

L'**autostérilité** ou **autoincompatibilité** consiste dans l'impossibilité pour le pollen d'une fleur de germer sur le stigmate de la même fleur ou, si la germination y est possible, d'atteindre et de féconder l'oosphère. Il s'agit d'une *barrière physiologique* qui est le moyen le plus fréquent et le plus efficace contre l'autopollinisation. Ce phénomène peut renforcer l'efficacité de structures particulières favorisant la pollinisation croisée comme l'hétérostylie.

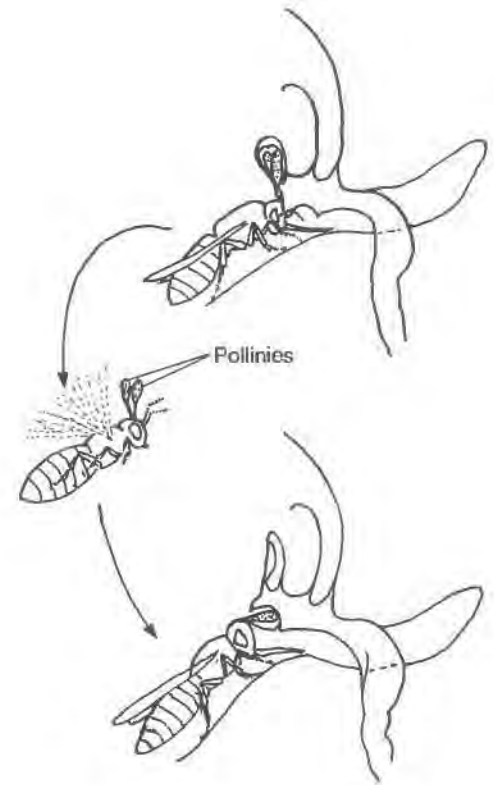


Figure 12.14
Pollinisation croisée chez les Orchidacées: l'insecte pollinisateur transporte d'une fleur à l'autre les pollinies collées sur sa tête lorsqu'il cherche à prélever le nectar.

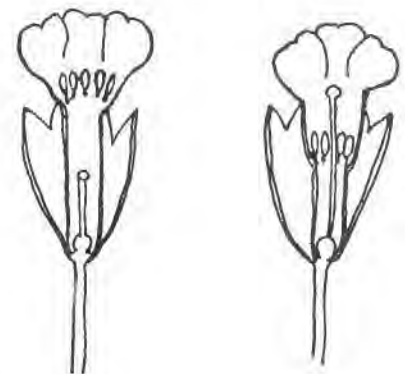


Figure 12.15
Hétérostylie chez la Primevère.

Les agents vecteurs du pollen

Naturellement immobiles, les grains de pollen doivent être amenés au stigmate par des agents externes: le vent, des animaux, l'eau. Certaines espèces peuvent bénéficier de plus d'un mode de pollinisation même si elles paraissent mieux adaptées à l'un d'eux.

L'**anémophilie** ou **anémogamie** est la pollinisation par le vent et le second mode de pollinisation en importance. Les plantes anémophiles présentent des caractères communs:

- *périanthe souvent absent ou terne* et de petites dimensions;
- *pollen léger et très abondant*; , dont la production chez le Maïs (*Zea mays*) pourrait, selon certaines estimations, atteindre 50 000 000 de grains par plant;
- *groupement des fleurs en panicules légères* facilement agitées par le vent (Poacées) ou nombreuses fleurs mâles groupées en *chatons* souvent *souples*;
- *développement parfois considérable* de la surface réceptrice du stigmate (stigmate plumeux des Poacées).

Chez les espèces **zoïdophiles**, la pollinisation est assurée involontairement par des animaux (insectes, oiseaux, chauves-souris, mollusques gastéropodes). Toutefois, les espèces concernées par l'**entomophilie**, pollinisation par les insectes, sont les plus nombreuses dans cette catégorie. La coïncidence entre l'apparition des insectes pendant l'ère secondaire et l'explosion des Angiospermes à partir de cette période géologique est souvent soulignée. Les Hyménoptères, Lépidoptères et Diptères assureraient la pollinisation d'environ les neuf dixièmes de la flore actuelle.

L'insecte pollinisateur visite la fleur *pour se nourrir* de poils, de pollen, de nectar (cas des plantes mellifères butinées par les abeilles et dont l'exploitation a donné naissance à l'apiculture) ou *pour y pondre*, comme l'illustrent les liens très étroits entre la ponte ainsi que la reproduction d'Hyménoptères du genre *Blastophaga* et la biologie florale du Figuier (*Ficus carica*) dont l'inflorescence en forme de coupe profonde ne communique avec l'extérieur que par un orifice étroit (figure 12.16).

Les **plantes entomophiles** possèdent une *grande variété de structures ou de mécanismes qui attirent les insectes* (abeilles, guêpes, bourdons, papillons, mouches, etc.) ou *qui facilitent la pollinisation*:

- *présence d'un appareil vexillaire* consistant en formations nettement plus voyantes que chez les plantes anémophiles, comme des corolles ou des bractées de grande dimension ou vivement colorées, des étamines ou des stigmates (*Iris*) pétaloïdes, le groupement des fleurs en inflorescences denses chez les Apiacées et les Astéracées;
- *émission de parfums agréables* ou, parfois, déplaisants à l'odorat humain (*Aristolochia*, l'Aristolochie; *Stapelia*, la Stapélie, plante ornementale dont la fleur dégage une odeur de viande pourrie qui attire des mouches);
- *grains de pollen relativement lourds* dont l'exine présente des *aspérités diverses* facilitant l'accrochage à l'insecte;
- *stigmates* souvent de taille limitée mais couverts de *nombreuses papilles* et sécrétant un liquide visqueux capable de retenir le pollen;
- *formations très spécialisées* comme les appendices des étamines de la Sauge (*Salvia*) qui provoquent le déversement du pollen sur le dos de l'insecte butineur quand ils sont heurtés par celui-ci (figure 12.17);

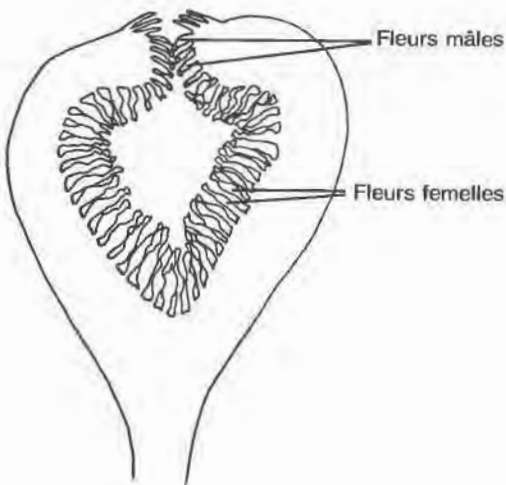


Figure 12.16
Inflorescence de Figuier dont les fleurs sont rassemblées en très grand nombre dans une coupe profonde ne communiquant avec l'extérieur que par un orifice étroit.

-présence et disposition de nectaires, toujours profondément enfoncés dans la fleur et pouvant être situés sur les pièces du périanthe, les étamines, les carpelles ou le réceptacle floral.

L'**ornithophilie** ou pollinisation par les oiseaux et la **chiroptérophilie**, pollinisation par les chauves-souris, se rencontrent surtout dans les régions tropicales.

En Amérique du Nord et en Amérique tropicale, les colibris visitent entre autres les fleurs de Mimule (*Mimulus*), d'Ancolie (*Aquilegia*) et de Chèvrefeuilles (*Lonicera*). Chez les Vanilliers (*Vanilla*), les fleurs sont autofertiles mais leur pollinisation requiert l'intervention de colibris ou d'Hyménoptères. De nombreuses Broméliacées sont également ornithophiles. Le Baobab (*Adansonia digitata*), le Cobée (*Cobaea*) et certains Agaves (*Agave*) sont des plantes chiroptérophiles.

Les espèces strictement **hydrophiles** sont peu nombreuses. Ce sont les *plantes aquatiques totalement immergées dont la floraison et la pollinisation ont lieu dans l'eau*, celle-ci amenant le pollen de l'anthère au stigmate. Chez le Cératophylle ou la Cornifle (*Ceratophyllum*), les étamines se détachent de la fleur et gagnent la surface de l'eau où elles restent cependant immergées. Après l'anthèse qui a lieu sous l'eau, les grains de pollen amorcent une lente descente durant laquelle ils rencontreront éventuellement des stigmates de fleurs femelles qui sont restées sur les plantes.

Ce genre et d'autres plantes hydrophiles, comme la Zostère ou Mousse de mer (*Zostera*) et la Zannichellie (*Zannichellia*), possèdent souvent des fleurs unisexuées. Leurs stigmates sont toujours très développés et leur pollen présente plusieurs particularités: forme filamenteuse, absence d'exine, flexibilité, germination débutant avant l'anthèse, densité proche de celle de l'eau. Cependant, chacune des espèces ne possède pas nécessairement l'ensemble de ces caractères.

La plupart des hydrophytes sont anémophiles ou zoïdophiles. L'anthèse et la pollinisation se déroulent dans l'air même si, dans quelques cas, la maturation du fruit se poursuivra dans l'eau, le tout étant rendu possible grâce à des mécanismes très particuliers. Une Élodée (*Elodea canadensis*) amène ses fleurs mâles et ses fleurs femelles hors de l'eau grâce à de longs pédoncules; le pollen est projeté au moment de l'anthèse. Chez les Vallisnères (*Vallisneria*), les boutons des fleurs mâles se détachent de la plante et vont s'épanouir à la surface de l'eau où ils flottent librement. Les fleurs femelles sont amenées au même niveau par un long pédoncule individuel qui les relie à la plante. Après la pollinisation, ce pédoncule s'enroule en spirale et ramène la fleur femelle dans l'eau (figure 12.18) où s'effectuera la maturation du fruit.

La variété des dispositifs mis en oeuvre lors de la pollinisation chez les hydrophytes contraste avec la relative homogénéité physique des eaux calmes.

Germination du grain de pollen

La germination du pollen requiert:

- de l'eau contenant du sucre et du sel,
- la présence de bore pour l'absorption rapide de sucres et de calcium,
- une quantité suffisante d'oxygène,
- une température relativement élevée,
- un pH acide, 4 environ.

Une fois déposé sur le stigmate, le grain de pollen gonfle et germe rapidement. L'absorption d'eau par les vacuoles accroît la turgescence: l'intine et une partie du cytoplasme font rapidement saillie par un des pores germinatifs, formant un **tube pollinique** (figure 12.20). L'apparition de ce dernier est l'indice de la germination du pollen.

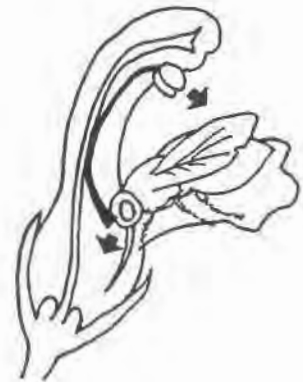


Figure 12.17
Adaptation de la morphologie florale à la pollinisation entomophile chez la Sauge.

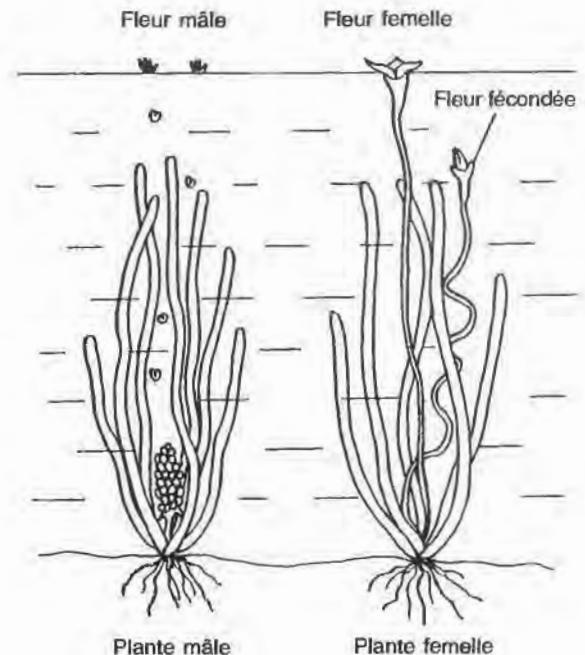


Figure 12.18
La pollinisation chez la Vallisnérie: les fleurs mâles, détachées de l'inflorescence, gagnent la surface de l'eau où émergent également les fleurs femelles qui restent attachées à la plante par un long pédoncule.

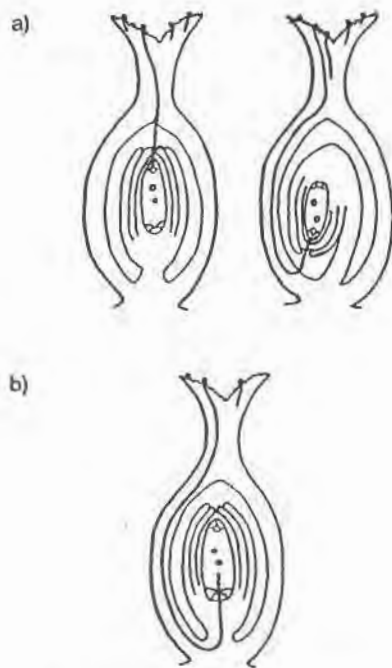


Figure 12.19
Germination du pollen sur le stigmate et formation d'un tube pollinique qui s'allonge jusqu'à l'ovule qu'il pénètre (a) par le micropyle ou (b) par la chalaze.

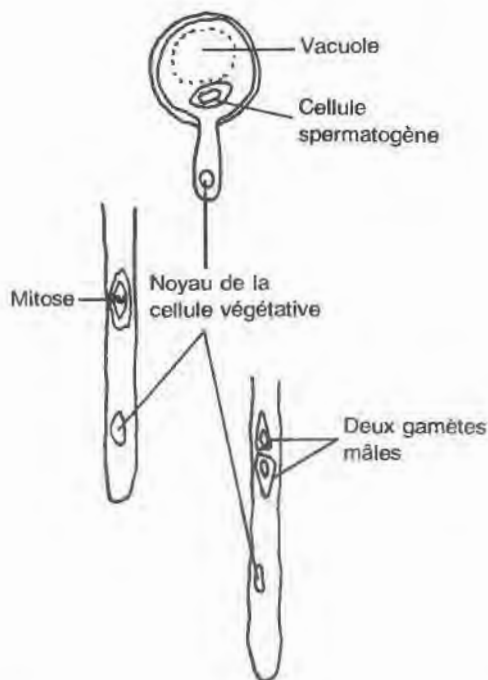


Figure 12.20
Germination d'un grain de pollen bicellulaire.

Des milieux artificiels ont été utilisés pour faciliter l'étude de ce phénomène important en génétique, en vue de la création de nouvelles races notamment.

Un des moyens de créer des variétés nouvelles est d'hybrider des variétés ou des espèces. Mais l'hybridation n'est pas toujours possible car le pollen d'une fleur peut être incompatible avec le pistil d'une autre fleur, la fécondation étant ainsi impossible. Il est donc d'un grand intérêt de connaître et de comprendre les causes de ce rejet. En les contrôlant, il serait possible d'effectuer certains croisements irréalisables par les voies habituelles.

L'utilisation du pollen pour la *production de variétés nouvelles* peut également servir dans les méthodes de culture de cellules. Les plantes obtenues sont haploïdes et stériles. Mais un traitement par la colchicine, dont l'effet est de doubler le nombre de chromosomes, permet d'obtenir des organismes diploïdes fertiles et de lignée pure en quelques mois. Leur obtention par les voies classiques de croisement n'aurait pu être possible qu'après de nombreuses années.

Depuis quelques années, on tente d'établir des "banques de pollen" à l'usage des laboratoires de sélection de plantes, banques qui seraient l'équivalent des "banques de sperme" des éleveurs de bétail. La viabilité et les conditions de conservation des pollens de nombreuses espèces sont encore mal connues et constituent le principal obstacle rencontré. La congélation contrôlée paraît être actuellement la meilleure technique.

La *vitesse de cheminement* du tube pollinique, variable selon les espèces, dépend de la température; son maximum se situe autour de 25 à 30°C. Elle dépend de la vitesse à laquelle s'effectue la synthèse de la paroi.

Le tube pollinique peut être très long par rapport au diamètre du grain de pollen. Il peut être guidé vers l'ovule par des structures particulières du style (**tissus de conduction**) ou par des **substances chimiotropiques** qui peuvent entraîner une réaction d'attraction à l'égard d'organes végétaux.

Le tube pollinique entre le plus souvent dans l'ovule par le micropyle (**acrogamie**), exceptionnellement par la chalaze (**chalazogamie**) (figure 12.19).

Le décalage entre la pollinisation et la fécondation est très variable, généralement de 12 à 48 heures, mais cette durée n'est que de 12 à 45 minutes dans une espèce de *Taraxacum* (le Pissenlit). Elle peut être beaucoup plus longue chez certains Chênes (*Quercus*).

Le transfert des gamètes mâles non ciliés vers l'oosphère par l'intermédiaire d'un tube pollinique est la **siphonogamie**.

12.6 La fécondation

Après avoir traversé le nucelle, le tube pollinique parvient au sac embryonnaire dans lequel il pénètre entre l'oosphère et une synergide ou dans une synergide; *il ne pénètre jamais directement dans l'oosphère*.

Le noyau végétatif dégénère.

L'extrémité du tube pollinique se déchire; son contenu, notamment les deux gamètes mâles, est libéré dans le sac embryonnaire.

chez les Angiospermes, les phénomènes de la fécondation sont très articulés (figure 12.21) car ils consistent en une **double fécondation**, un processus découvert en 1898-1899.

au cours de cette double fécondation, un des noyaux spermatiques ou gamètes s'introduit dans l'oosphère et s'unit au noyau de cette dernière. Ainsi est formé le **zygote** ($2n$), première cellule d'un nouveau sporophyte.

Le second noyau spermatique s'unit aux noyaux polaires parfois déjà fusionnés. De cette union résulte, dans les sacs embryonnaires monosporiques (type *Polygonum*), la formation d'un noyau triploïde ($3n$). Dans le cas des sacs embryonnaires tétrasporiques (type *Fritillaria* ou *Lilium*), ce noyau est pentaploïde ($5n$). Ce noyau $3n$ ou $5n$ est à l'origine d'une formation particulière, l'**albumen**.

Au moment de la **caryogamie** (fusion des noyaux), les enveloppes nucléaires se rompent et les contenus nucléaires fusionnent.

12.7 La dégradation de la sexualité

Régulièrement ou occasionnellement, certains végétaux se reproduisent autrement que par voie sexuée bien qu'ils possèdent tous les dispositifs de cette dernière.

La terminologie liée à l'étude de ces phénomènes prête parfois à confusion du fait que la signification donnée par les auteurs à certains termes n'est pas uniforme.

L'**apomixie** est le terme général désignant tout *processus reproducteur dans lequel n'intervient aucune fusion de cellules sexuelles*. Les divers processus désignés par ce terme ont comme résultat commun la formation d'un embryon sans qu'il y ait eu fécondation.

Lorsque l'embryon se forme à partir d'une *cellule haploïde* d'un sac embryonnaire normal, il y a :

- **parthénogenèse haploïde** si cette cellule est l'*oosphère*; ce cas est rare chez les végétaux supérieurs;
- **apogamie** si c'est une *autre cellule du sac embryonnaire*, comme une synergide (*Lilium martagon*, le Lis martagon) ou une antipode (*Nigella*, la Nigelle). Un embryon apogame peut même se former à côté d'un embryon normal.

Dans l'**aposporie**, l'embryon se développe à partir d'une *cellule diploïde* qui ne résulte pas directement de la fécondation.

Dans les cas anormaux où le sac embryonnaire est formé sans qu'il y ait eu méiose, il peut s'agir d'une *synergide* ou d'une *antipode*; c'est l'**aposporie générative** de certaines Astéracées comme *Taraxacum* (le Pissenlit), *Hieracium* (l'Épervière) et *Eupatorium* (l'Eupatoire). Si c'est l'*oosphère*, on parle toutefois de **parthénogenèse diploïde**.

Il peut s'agir d'une *cellule du nucelle* ou de la *région chalazienne*; c'est l'**aposporie végétative** de certains Pâturins (*Poa*), des Pommiers (*Malus*), des Millepertuis (*Hypericum*), des Renoncules (*Ranunculus*), des Crépis (*Crepis*), des Épervières (*Hieracium*).

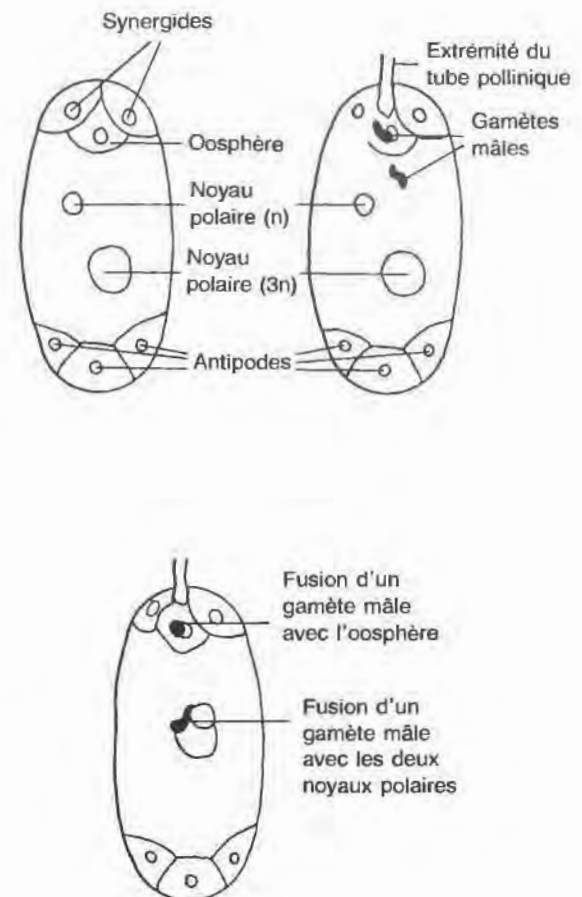


Figure 12.21
La double fécondation chez le Lis: un des gamètes mâles s'unit à l'oosphère et l'autre aux noyaux polaires.

Tableau 12.3

La dégradation de la sexualité en bref.

Apomixie: terme général**Parthénogenèse:** oosphère non fécondée $n \rightarrow$ embryon.**Apogamie:** synergide ou antipode $n \rightarrow$ embryon**Aposporie:** une cellule $2n \rightarrow$ embryon

- cellule $2n$ du sac embryonnaire formée sans méiose
- synergide ou antipode $\rightarrow$ embryon: **aposporie générative**
- oosphère $\rightarrow$ embryon: **parthénogenèse diploïde**
- cellule du nucelle ou de la chalaze $\rightarrow$ sac embryonnaire: **aposporie végétative**
- cellule du nucelle ou du tégument $\rightarrow$ embryon: **embryon adventif**

Polyembryonie: plusieurs embryons d'origine identique ou différente**Apoflorie:** remplacement de(s) fleurs par des organes de multiplication végétative

Figure 12.22

Cas d'apoflorie chez la Phalangère: après la floraison et la formation de bourgeons adventifs dans l'inflorescence, les longs pédoncules flexibles se comportent comme des stolons.

Il peut y avoir multiplication de *cellules végétatives du nucelle ou du tégument* et production d'un petit massif cellulaire qui pénètre dans le sac embryonnaire normal où il poursuit son développement; ce sont les **embryons adventifs** dont la formation requiert souvent la fécondation ou au moins la pollinisation, comme dans le genre *Citrus*.

La **polyembryonie** est définie par la *présence de plusieurs embryons dans un même ovule*. Ceux-ci peuvent provenir:

- d'embryons normaux et d'un ou de plusieurs embryons formés par apomixie,
- d'embryons issus d'un même zygote (*polyembryonie vraie*),
- d'embryons issus de la coexistence de plusieurs sacs embryonnaires ou de la concrescence de plusieurs ovules (*pseudo-polyembryonie*).

Les **embryoïdes** sont des embryons adventifs non spontanés qui apparaissent sous l'action de certains facteurs de croissance dans des cultures *in vitro* de fragments d'organes, de tissus ou même de cellules isolées. Ils peuvent produire des plantes viables.

Les cultures "*in vitro*" sont effectuées en laboratoire, dans des éprouvettes, en milieux artificiels.

La *parthénogenèse* et la *polyembryonie* ont été tentées expérimentalement afin d'obtenir, sans intervention de gamète mâle, des embryons possédant les caractères de la plante mère.

Parmi les moyens utilisés figurent l'irradiation du pollen par des rayons X, l'utilisation de pollens étrangers, de solutions hypertoniques, de températures extrêmes, etc. Mais aucune de ces méthodes ne provoque systématiquement la parthénogenèse chez les plantes supérieures.

apoflorie est caractérisée par la présence d'organes de multiplication végétative, généralement de bulbilles, à la place occupée normalement par une fleur dans l'inflorescence comme chez certaines espèces de Lis (*Lilium*, figure 3.33), d'Ail (*Allium*) et de Pâturin (*Poa*).

Les autres Monocotylédones cultivées comme plantes ornementales, telles *Chlorophytum* (la Phalangère ou Plante araignée), certains Aloès (des Aloès) et *Neomarica* (l'Iris marcheur), présentent un autre mode de multiplication végétative dans l'inflorescence.

Dès que celle-ci est formée ou plus tard, pendant ou après la floraison selon le cas, des bourgeons se forment à l'aisselle de bractées et des ébauches de racines adventives apparaissent à leur base. Lorsque ces formations ont atteint un certain développement, leur poids rabat l'inflorescence au niveau du sol (figure 12.22). Les plantules peuvent alors s'enraciner à une certaine distance de la plante mère, qui pousse d'ailleurs souvent en touffe. Cette multiplication végétative rappelle à la fois le cas des stolons et du marcottage spontané avec, d'une part, l'axe inflorescentiel long, grêle et flexible et, d'autre part, la formation des racines adventives sur la plante mère. Elle permet à l'inflorescence de poursuivre sa contribution à la propagation de l'espèce lorsque la période favorable à la reproduction sexuée a pris fin.

Pour l'ensemble des cas mentionnés ci-dessus, la présence d'organes de multiplication végétative dans l'inflorescence, une partie de la plante spécifiquement vouée à la reproduction sexuée, permet de considérer ce phénomène comme une forme de dégradation de la sexualité.

12.8 Les rythmes de floraison et de fructification

Les relations entre le cycle évolutif, la floraison et la fructification permettent plusieurs distinctions importantes.

Les **plantes monocarpiques** ne fleurissent qu'une fois au cours de leur existence. La mort de leur appareil végétatif suit de peu le moment où leurs fruits et leurs graines sont arrivés à maturité.

- Ces plantes sont **annuelles** si elles germent et fructifient au cours d'une même année, comme la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*), le Pois (*Pisum sativum*), la Courge (*Cucurbita pepo*), etc.
- Les plantes **bisannuelles** requièrent deux années pour boucler leur cycle évolutif complet. Au cours de la première année, elles germent et développent un appareil végétatif. La seconde année, elles fleurissent, fructifient et meurent (la Carotte, *Daucus carota*; la Betterave, *Beta*; etc.).
- Les plantes **monocarpiques vivaces** ont une vie végétative s'étalant sur de nombreuses années avant l'apparition des fleurs. Ces plantes sont peu nombreuses et se rencontrent surtout chez les Monocotylédones (*Agave*, figure 12.23; des Bambous et des Palmiers).

Les **plantes polycarpiques** sont des plantes vivaces fleurissant d'une manière continue, comme le Cocotier (*Cocos nucifera*) et le Palmier à huile (*Elaeis guineensis*), ou à intervalles de temps réguliers, tous les ans pour la plupart des arbres et des plantes vivaces. Elles survivent donc à leur première floraison qui peut survenir de quelques semaines à plusieurs dizaines d'années après la germination; la durée de cette période est habituellement proportionnelle à la longévité de l'espèce.



Figure 12.23

Un *Agave* en fleur, dernière étape de la vie d'une plante monocarpique vivace avant sa mort. La tige de l'inflorescence haute ici d'environ 5 mètres peut en atteindre le double.



Figure 12.24
Colchiques en fleur à la fin de l'été
(photo P. Demalsy).

Dans la plupart des cas, les Angiospermes des régions tempérées de l'hémisphère nord fleurissent et fructifient à l'intérieur d'une seule et même année civile. La floraison des espèces les plus hâtives débute généralement à la fin de l'hiver, rarement plus tôt, et la fructification survient de quelques semaines à quelques mois plus tard.

Le Colchique (*Colchicum autumnale*) présente un comportement différent. Cette espèce européenne, bulbeuse et vivace, produit à la fin de l'été ou en automne, une fleur dont l'ovaire est souterrain au moment de la floraison (figure 12.24). Les feuilles et les fruits capsulaires portés par un long pédoncule n'émergent du sol qu'au printemps suivant. Ces organes disparaissent avant la nouvelle floraison.

guide d'étude

Définir ou décrire

12.1 tissu ou assise mécanique

tapis
sac pollinique
grain de pollen

12.2 ovule

nucelle
tégument
micropyle
funicule
hile
chalaze
ovule unitegminé
ovule bitegminé
ovule orthotrope
ovule campylotrope
ovule anatrophe ou renversé
raphé

12.3 archéspore

cellule pariétale
cellule sporogène
cellule mère du pollen
tétraspore
tétrade
cellule végétative
cellule spermatogène

anthèse
assise mécanique

2.4 sac embryonnaire

oosphère
cellule archésporiale ou archéspore
ovule ténuinucellé
cellule mère de mégaspore ou cellule sporogène
ovule crassinucellé
cellule pariétale
sac embryonnaire monosporique
sac embryonnaire tétrasporique
cénocyte
synergide
cellule antipode
noyau polaire

12.5 autopolinisation ou autogamie

pollinisation croisée ou allogamie
fleur chasmogame
fleur cléistogame
dioecie
monoecie
dichogamie
protandrie
protogynie
autostérilité
hétérostylie
autostérilité
anémophilie ou anémogamie
zoïdophile
entomophilie
appareil vexillaire
ornithophilie
chiroptérophilie
hydrophile
tube pollinique
tissu de conduction
substance chimiotropique
acrogamie
chalazogamie
siphonogamie

12.6 double fécondation

zygote
albumen
caryogamie

12.7 apomixie

parthénogenèse haploïde
apogamie
aposporie
aposporie générative
parthénogenèse diploïde
aposporie végétative
embryon adventif
polyembryonie

embryoïde
apoflorie

- 12.8 plante monocarpique
- plante annuelle
- plante bisannuelle
- plante monocarpique vivace
- plante polycarpique

Quelques questions

Quelle est la structure de l'anthère?

Quelle est la structure de l'ovule?

Comment s'effectue la formation du pollen dans l'anthère?

Quand a lieu la méiose dans l'anthère?

Comment s'effectue le développement du sac embryonnaire monosporique?

Dresser un tableau complet de toutes les étapes du cycle évolutif des Angiospermes possédant un sac embryonnaire tétrasporique.

Quelles sont les étapes conduisant à la fécondation?

Quels sont les mécanismes qui favorisent la pollinisation croisée?

Quels sont les agents vecteurs du pollen?

Quelles sont les caractéristiques des plantes anémophiles?

Quelles sont les caractéristiques des plantes entomophiles?

Quel est le critère et quelles sont les conditions de la germination du pollen?

Comment s'effectue la germination du pollen?

Qu'est-ce qui caractérise la fécondation chez les Angiospermes?

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Les ovules de la plupart des Angiospermes ne possèdent qu'un seul tégument.

Dans les anthères, la disposition des tétraspoires et les modalités de leur formation dépendent des groupes systématiques.

Dans les organes reproducteurs tant mâles que femelles, chacun des noyaux issus de la méiose conduit à la formation d'une spore viable.

Les grains de pollen sont tous unicellulaires.

La méiose précédant immédiatement la formation des gamètes mâles des Angiospermes a lieu indifféremment dans le grain de pollen ou dans le tube pollinique.

Les grains de pollen sont les gamètes mâles des Angiospermes.

Comme dans le règne animal, le gamète femelle des Angiospermes est l'ovule.

Le nucelle est une formation diploïde dont habituellement une cellule subit la méiose.

La mégaspore fertile des Angiospermes se transforme directement en zygote par la fécondation.

L'oosphère et les cellules antipodes se trouvent au pôle micropylaire.

Les synergides auraient pour fonction d'attirer et de guider l'extrémité du tube pollinique.

Les cellules antipodes auraient un rôle nutritif.

La fécondation croisée est favorisée par la dichogamie.

Chez les plantes entomophiles, le périanthe des fleurs mâles est souvent absent ou de petite taille; ces fleurs sont souvent groupées en panicules légères.

Les fleurs femelles des plantes anémophiles ont souvent un stigmate de taille réduite.

La plus grande partie de la flore actuelle est pollinisée par les insectes: elle est donc zoïdophile.

Les insectes visitent les fleurs pour se nourrir de poils, de pollen, de nectar ou pour y pondre leurs oeufs.

Les stigmates des plantes hydrophiles sont très développés.

L'apogamie est un type d'apomixie dans lequel l'embryon se forme sans qu'intervienne aucun gamète.

Les embryons produits par apomixie ne sont pas viables.

Les embryons adventifs sont fréquents dans le genre *Citrus*.

Toutes les plantes vivaces ne sont pas polycarpiques mais toutes les plantes polycarpiques sont vivaces.

pour en savoir plus...

Sur la pollinisation et la reproduction des Angiospermes

DUMAS, C., CLARKE, A., E. et KNOX, B., R. (1984) La fécondation des fleurs. *La Recherche*. **16** (161): 1518-1526.

MARIE-VICTORIN (Frère) (1971) *Flore Laurentienne*. Les Presses de l'Université de Montréal. Montréal.

PESSON, P. et LOUVEAUX, J. (1984) *Pollinisation et productions végétales*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, France.

RIVES, M. (1984) L'amélioration des plantes. *La Recherche*. **15** (155): 752-766.

graines et fruits

D'une manière générale, sitôt la fécondation réalisée, s'amorcent la fanaison et la chute de toutes les pièces florales à l'exception de l'ovaire (paroi et ovules).

Les parois de l'ovaire subissent des transformations profondes et évoluent en **péricarpe**, la *paroi du fruit*. Ces transformations s'effectuent parfois avec l'aide du réceptacle, rarement avec l'aide d'autres organes. Les ovules deviennent des graines

Cette différenciation est complexe. Elle est déclenchée par une hormone de croissance, l'*auxine* (acide indolylacétique). Dans certains cas, l'application d'auxine sur le stigmate suffit à provoquer la formation d'un fruit en l'absence de toute fécondation, c'est la parthénocarpie expérimentale.

13.1 La graine

Les graines conservent la forme générale de l'ovule dont les dimensions se seront souvent accrues de façon plus ou moins importante.

Elles comportent trois parties:

- l'**embryon** (figures 13.1, 13.2 et 13.3), provenant du développement du zygote ($2n$) ;
- l'**albumen** (figure 13.2), issu de la fusion des noyaux polaires avec un gamète mâle; généralement triploïde ($3n$), ce tissu persiste plus ou moins longtemps selon les cas;
- les **téguments séminaux**, résultant de la transformation des téguments ovulaires. À leur surface, sont visibles le **hile**, sous forme d'une petite cicatrice, et le **micropyle** (figure 13.1),

Tableau 13.1
Évolution de la fleur en fruit après la fanaison.

ovaire	→	fruit
ovules	→	graines
paroi de l'ovaire	→	péricarpe

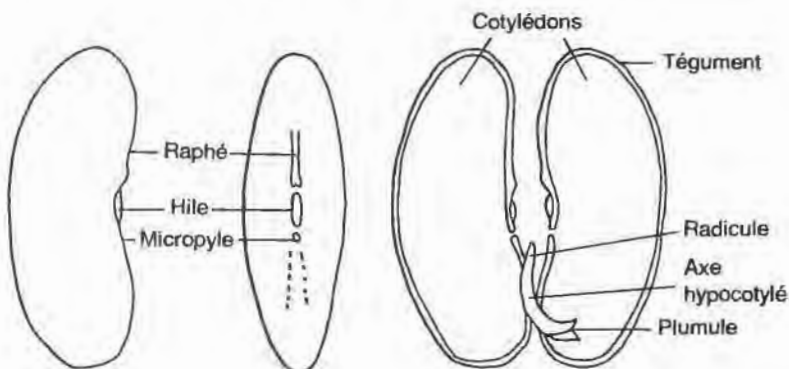


Figure 13.1
Morphologie externe et structure interne de la graine exalbuminée de Haricot (Dicotylédones).

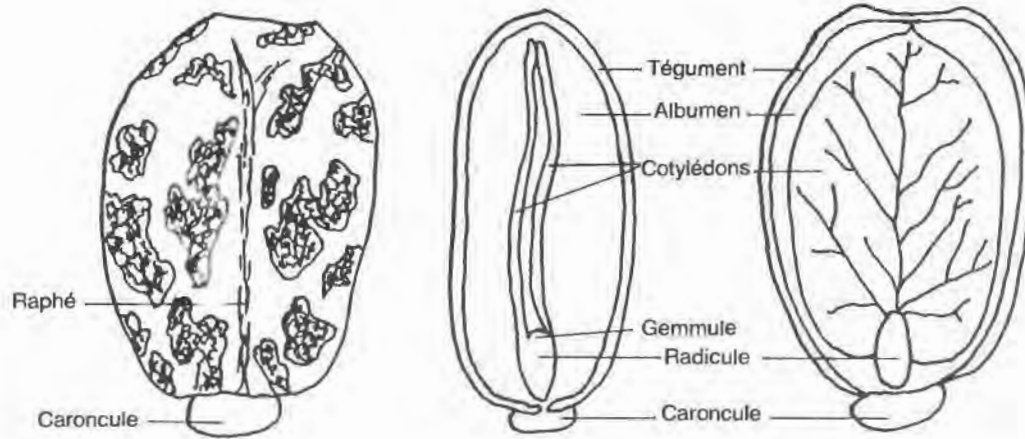


Figure 13.2
Morphologie externe et structure interne de la graine albuminée de Ricin (*Dicotylédones*).

Diverses formations peuvent apparaître sur la graine comme la caroncule de la graine de Ricin (*Ricinus*, figure 13.2) par suite de la prolifération des tissus de certaines parties des téguments.

Embryon et embryogenèse.

La formation de l'embryon comporte plusieurs stades (figure 13.4).

Cloisonnement du zygote

Chez les Angiospermes, la première mitose du zygote est toujours suivie de la formation d'une cloison. Toujours transversale, celle-ci sépare deux cellules très inégales et superposées:

- une **cellule basale**, située du côté du micropyle et qui ne participe qu'à la formation du **suspenseur**;
- une **cellule terminale** qui contribue à la formation du **suspenseur** et engendre l'**embryon** proprement dit.

Le développement du suspenseur est variable selon les cas. Lors de la première division de la cellule terminale, l'orientation de la cloison diffère selon les groupes: elle est longitudinale dans le "type Apiacées" et transversale dans le "type Solanacées".

Chez la Pivoine (*Paeonia*), le développement du zygote comporte un stade cérocytique très fugace.

Les stades de l'embryogenèse

La croissance de l'embryon permet de distinguer plusieurs stades successifs qui peuvent être scindés en deux étapes, la première aboutissant au **stade cordiforme** caractérisé par:

- la mise en place du **méristème terminal de la future racine**, au pôle racinaire voisin du micropyle;
- l'apparition, au pôle opposé, des **primordiums des cotylédons** entre lesquels s'organise le **méristème terminal** ou **point végétatif** de la future tige;

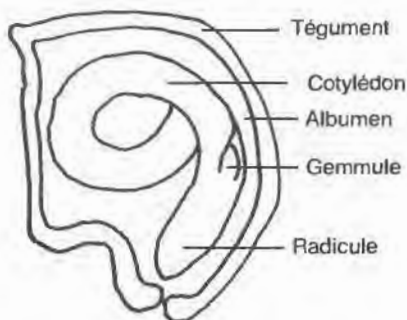
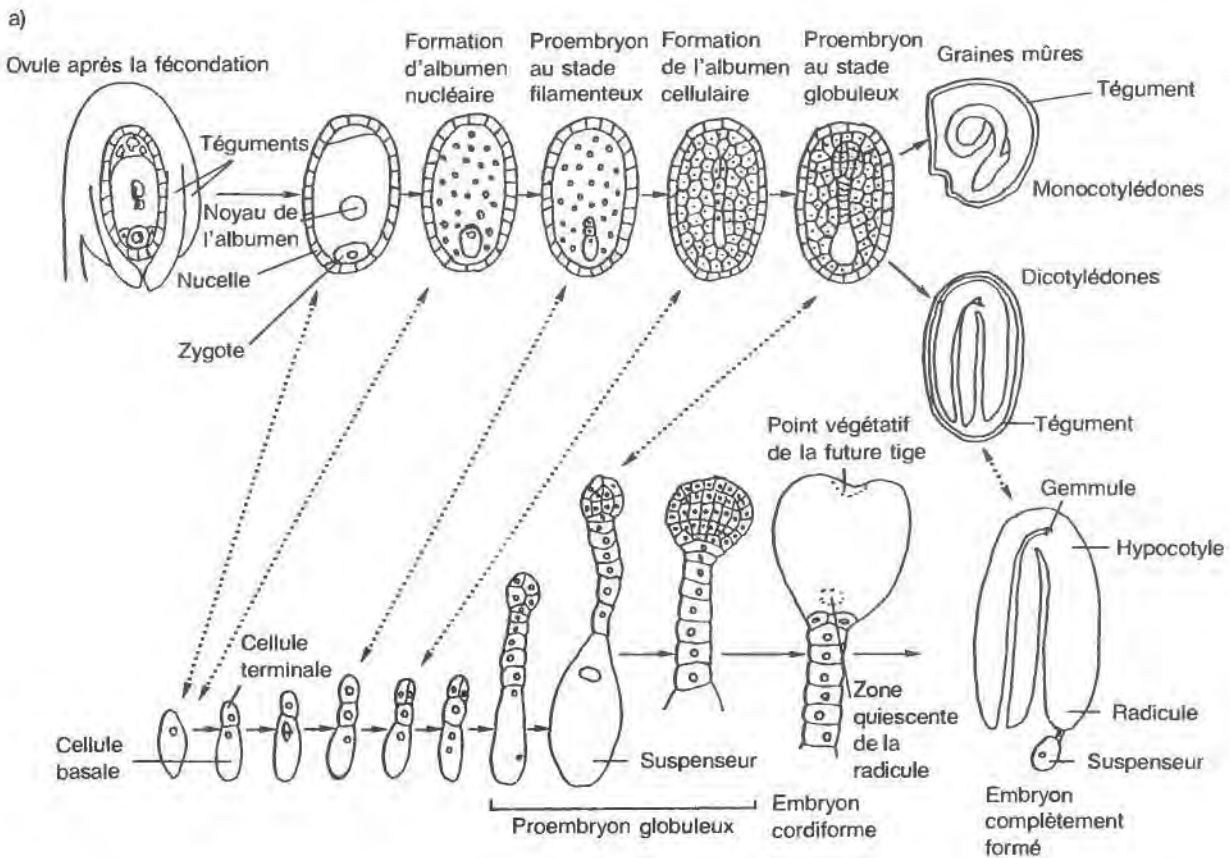


Figure 13.3
Structure interne de la graine d'Oignon (*Monocotylédones*).



- entre ces deux pôles, une masse de cellules méristématiques qui sont à l'origine de l'**axe hypocotylé** ou **hypocotyle**.

La **formation d'une plantule**, stade ultime de l'embryogenèse, est caractérisée par une certaine croissance des organes déjà mis en place.

- Les **cotylédons** peuvent rester foliacés et minces ou s'épaissir et se transformer en organes de réserve.
- Au point végétatif caulinaire, la **gemmule** (premier bourgeon de la plante) continue à se mettre en place; parfois, quelques ébauches foliaires y sont visibles.
- La multiplication cellulaire des autres parties de l'embryon produit l'**hypocotyle** et la **radicule**.

L'embryon complètement formé

L'**embryon des Dicotylédones** (figures 13.1 et 13.2) comprend: la **radicule**, la **tigelle**, la **gemmule** et les **deux cotylédons** (un seul chez certaines Renonculacées et chez quelques Apiacées). La **radicule** est toujours située au **pôle micropylaire**; la **gemmule** termine la **tigelle**, ce sera le bourgeon terminal. L'**axe hypocotylé** unit la base des cotylédons et la radicule. Les cotylédons, disposés face à face, apparaissent comme des expansions latérales de cet axe.

L'**embryon des Monocotylédones** (figure 13.3) comporte les mêmes éléments que celui des Dicotylédones. Il en diffère par la présence

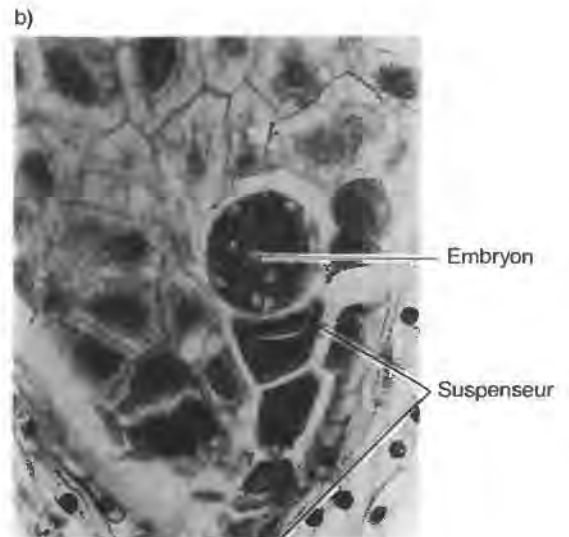
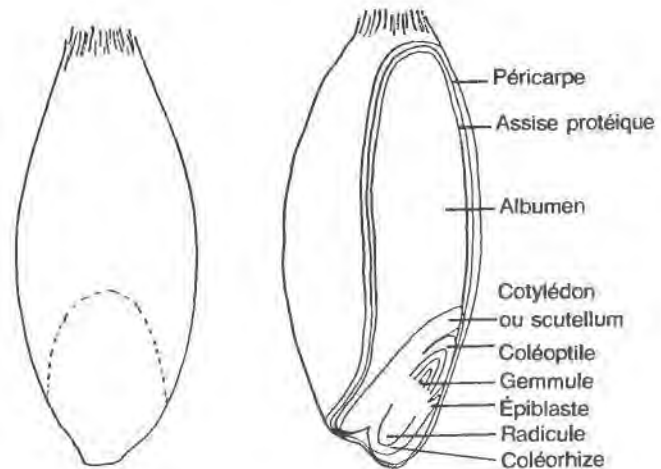


Figure 13.4
(a) Aspects généraux du développement de l'embryon et de la graine depuis la fécondation jusqu'à la maturation complète; (b) jeune embryon de *Lis* au stade globuleux surmontant le suspenseur au sein de l'albumen.

Figure 13.5

Morphologie et structure interne du caryopse et de l'embryon de Blé (le caryopse n'est pas une graine mais un fruit).



d'un seul cotylédon. Celui-ci est fréquemment situé dans le prolongement de l'axe hypocotylé et rejette latéralement la gemmule. L'embryon des Poacées a une structure très particulière (figure 13.5). Le cotylédon y prend la forme d'un bouclier (**scutellum**), qui entoure l'embryon presque tout entier. Il est pourvu d'un appendice, le **coléoptile**, qui coiffe toute la gemmule et que la plantule percera lors de la germination. Une petite écaille, l'**épiblaste**, située en face du cotylédon est parfois considérée comme l'ébauche d'un second cotylédon. Quant à la racine, elle est recouverte par la **coléorhize**.

L'embryon de certaines Poacées est étroitement lié à l'étude des hormones de croissance et aux progrès de la physiologie végétale dans ce domaine. Ce sont, en particulier, des études effectuées sur le coléoptile d'Avoine (*Avena*) qui permirent la découverte de l'auxine.

Dans certaines familles (Orchidacées, Orobanchacées, etc.) qui ont un mode de vie hétérotrophe (saprophyte, parasite), hémiparasite ou symbiotique, l'embryon reste indifférencié, petit ou rudimentaire. Chez diverses plantes typiquement autotrophes, l'achèvement de l'embryogenèse peut être très tardif comme chez les Éranthis (*Eranthis*).

Depuis le début du siècle, des **cultures d'embryons** ont été tentées afin de connaître leurs conditions de croissance. Les premières cultures réussies ont été réalisées sur des embryons différenciés. La culture d'embryons indifférenciés a été plus difficile et n'a pu obtenir quelque succès qu'avec l'adjonction au milieu de culture de lait de coco, l'albumen liquide (voir ci-dessous) de la noix du Cocotier (*Cocos nucifera*). La composition du lait de coco est complexe et encore mal connue. Le milieu de culture doit contenir non seulement des matières nutritives mais aussi plusieurs hormones en concentrations précises et équilibrées.

La culture d'embryons a un intérêt pratique:

- suppression de la période de dormance, très longue chez certaines plantes (3 ans chez l'Iris);
- obtention, à partir d'hybrides, d'embryons viables qui, sans cette technique, seraient tués précocement par suite d'incompatibilité avec les tissus maternels.

Des hybrides intergénériques ont ainsi pu être obtenus entre l'Orge et le Seigle (*Hordeum jubatum* x *Secale cereale*). Cette méthode de culture est importante pour la **création de variétés nouvelles**.

L'albumen

Cet tissu dont l'origine a déjà été précisée se présente sous plusieurs types fondamentaux.

Le **type nucléaire** résulte d'un nombre variable de divisions du noyau non suivies de la formation de parois cellulaires. Selon certains auteurs, tous les albumens passeraient par ce type d'organisation (**syncytium**) et la croissance de certains d'entre eux seulement ne dépasserait pas ce stade.

La noix de coco offre un exemple d'albumen dont le cloisonnement est incomplet. Le lait de coco qui se trouve au centre est de l'albumen non cloisonné; il est entouré d'albumen cellulaire. Le cloisonnement de ce tissu est centripète, modalité prédominante chez les Monocotylédones.

Dans le **type cellulaire**, tout particulièrement répandu chez les Dicotylédones, une cloison se forme après chaque mitose du noyau, y compris la première.

Un **type mixte** est fréquent chez les Monocotylédones aquatiques. La première division y est suivie de la formation d'une cloison. Celle-ci sépare une région chalazienne et une région micropylaire. Dans cette dernière, les divisions du noyau ne sont pas immédiatement suivies de la formation d'une cloison. La région chalazienne dégénère après une ou quelques divisions de son noyau ou même sans que celui-ci ne se soit divisé.

L'albumen est très souvent limité vers l'extérieur par une **assise protéique** ou **couche à aleurone**, riche en protéines et en enzymes.

L'albumen assure sa croissance aux dépens du nucelle qu'il digère progressivement et souvent complètement.

Les *matières de réserve* de la graine peuvent être de nature protéique, glucidique (de l'amidon chez les céréales) ou lipidique comme chez l'Arachide (*Arachis*), le Ricin (*Ricinus*), le Colza (*Brassica oleifera*).

Les téguments séminaux

Dérivant des téguments ovulaires, les téguments séminaux jouent un rôle protecteur à l'égard de la graine: ils sont *plus ou moins imperméables*.

Si l'ovule possède deux téguments, seul l'externe prend activement part à la formation du tégument séminal.

L'épiderme de ce tégument persiste souvent seul autour de la graine mûre; il peut développer *des poils ou des aigrettes* comme chez l'Asclépiade commune (*Asclepias syriaca*), le Cotonnier (*Gossypium*), l'Épilobe (*Epilobium*) (figure 13.6).

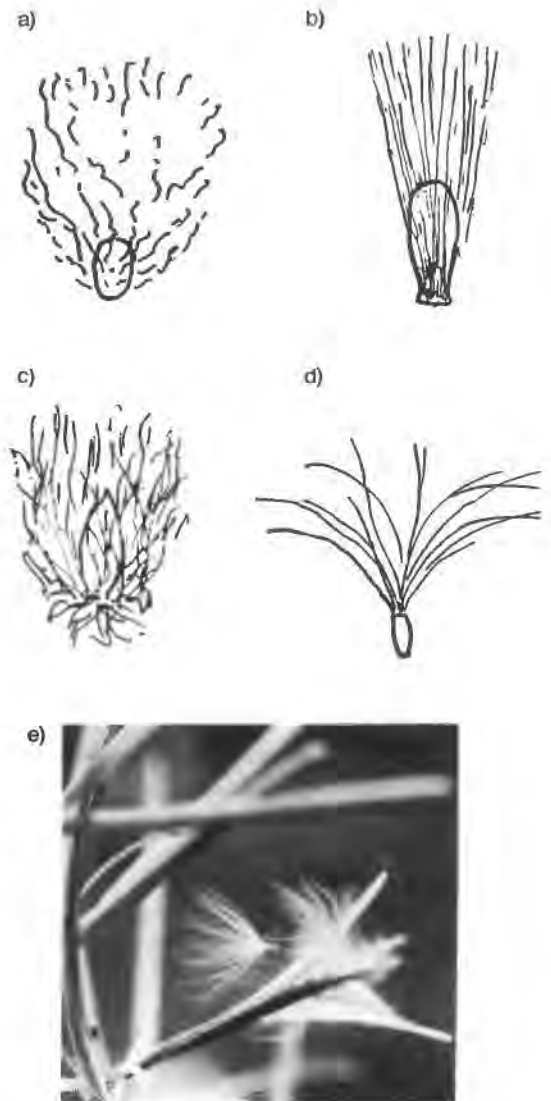


Figure 13.6
Poils et aigrettes provenant de l'épiderme du tégument des graines: (a) de Cotonnier, (b) de Saule, (c) de Peuplier, (d et e) d'Épilobe.

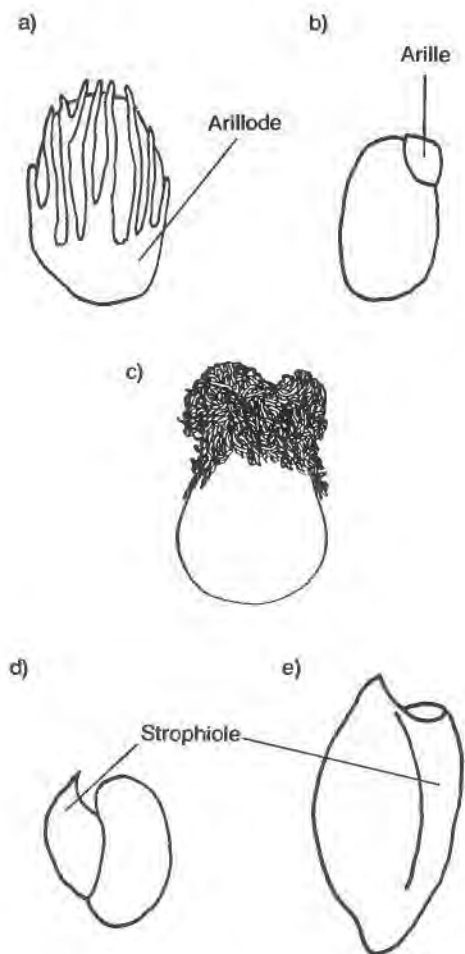


Figure 13.7

Annexes du tégument formées par prolifération cellulaire: (a) arillode de la noix muscade; (b) arille de la graine de Violette, (c) de la graine d'Oiseau de paradis; strophioles (d) de la graine de Chélidoine et (e) de la graine d'Ancolie.

Le tégument de certaines graines peut développer diverses annexes par prolifération cellulaire:

- au niveau du micropyle, une **caroncule** (sur la graine de Ricin, *Ricinus*, figure 13.2, et d'autres Euphorbiacées) ou un **arillode**, formation plus importante comme le macis de la noix muscade (graine du Muscadier, *Myristica fragrans*, figure 13.7, a);
- au niveau du hile, un **arille**, comme chez l'Oiseau de paradis (*Strelitzia*, figure 13.7, c) et la Violette (*Viola*, figure 13.7, b);
- au niveau du raphé, une **strophiole** chez la Chélidoine (*Chelidonium majus*, figure 13.7, d) et l'Ancolie (*Aquilegia vulgaris*) où elle est en forme d'aile (figure 13.7, e).

Dans certains cas, le tégument peut développer des ailes, d'où des **graines ailées** chez la Spargoute (*Spergula*), la Lunaire (*Lunaria annua*), la Gentiane (*Gentiana lutea*), le Lilas (*Syringa*) (figure 13.8) ainsi que chez plusieurs plantes tropicales comme le Quinquina (*Cinchona*) et des Bignoniacées.

Maturation des graines et graines mûres

La maturation des graines s'achève par l'accumulation de matières de réserves et une déshydratation prononcée. La teneur en eau peut descendre jusqu'à 4-5 %, et parfois moins, du poids des graines.

Cette déshydratation entraîne l'arrêt de tous les phénomènes biochimiques du métabolisme pour lesquels la présence d'eau est indispensable. Les constituants cellulaires s'insolubilisent, des **grains d'aleurone** se forment à partir des vacuoles (figure 15.13). L'embryon entre en état de vie latente (**dormance**). L'imperméabilité des téguments maintient la graine dans cet état.

La **disparition complète ou incomplète de l'albumen** au cours de la maturation permet de distinguer des **graines exalbuminées**, comme chez le Haricot (*Phaseolus*), et des **graines albuminées**, comme chez le Ricin (*Ricinus*) (figures 13.1, 13.2 et 13.9).

Le **périsperme** est la **partie du nucelle** qui, dans une graine mûre (Betterave, *Beta*; Poivrier, *Piper*), **n'a pas été digérée par la croissance de l'albumen**. Comme celui-ci, il est également une **formation de réserve** (figure 13.9).

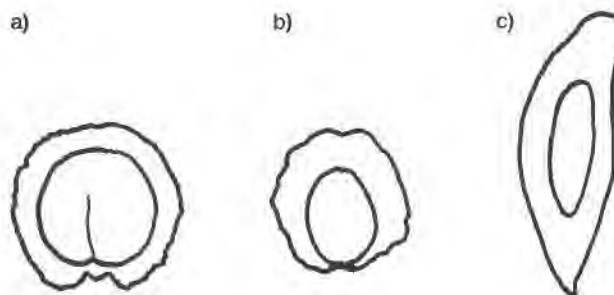
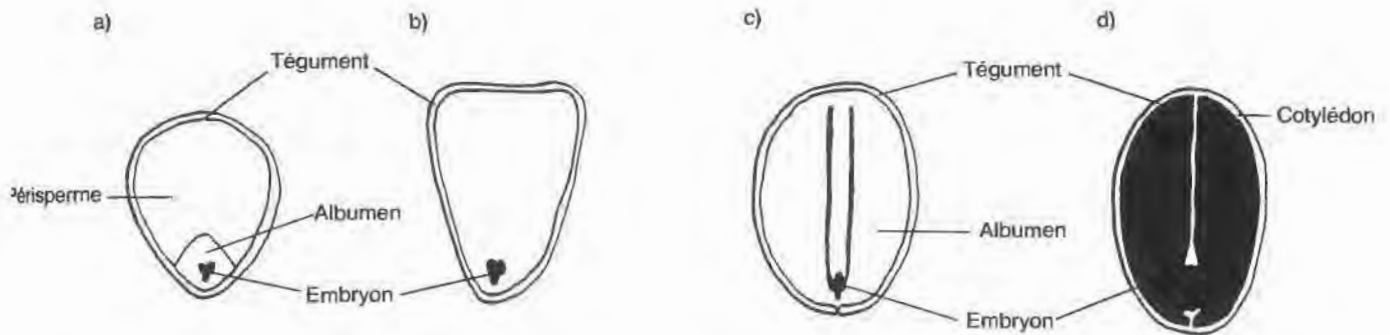


Figure 13.8

Ailes formées à partir du tégument des graines: (a) de Lunaire, (b) de Gentiane, (c) de Lilas.



La tégument de la graine mûre peut être lisse ou rugueux et présenter des colorations variées (figures 13.2 et 13.10).

Au moment de la dissémination, la graine se détache du funicule au niveau du hile; le funicule reste donc attaché au placenta.

L'accumulation de réserves après la fécondation et une période de vie latente de l'embryon constituent des caractères physiologiques propres aux vraies graines. Apparues tardivement dans le règne végétal, celles-ci n'existent que chez les Gymnospermes à tube pollinique (voir chapitre 14) et chez les Angiospermes. L'étude de l'apparition de la graine constitue un chapitre très important de l'évolution chez les végétaux.

13.2 Le fruit

La paroi du fruit ou le **péricarpe** provient directement de la *paroi de l'ovaire* qui subit diverses transformations histologiques après la fécondation (figure 13.11).

Selon le type de fruit, c'est l'ouverture, la rupture ou la destruction de cette paroi qui libérera les graines.

Figure 13.9
Les différents types de graines: (a) graine à périsperme, (b) et (c) graines albuminées, (d) graine exalbuminée.

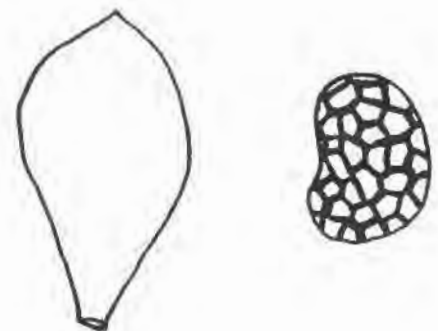


Figure 13.10
Graines à tégument lisse du Poirier et chagriné du Pavot.

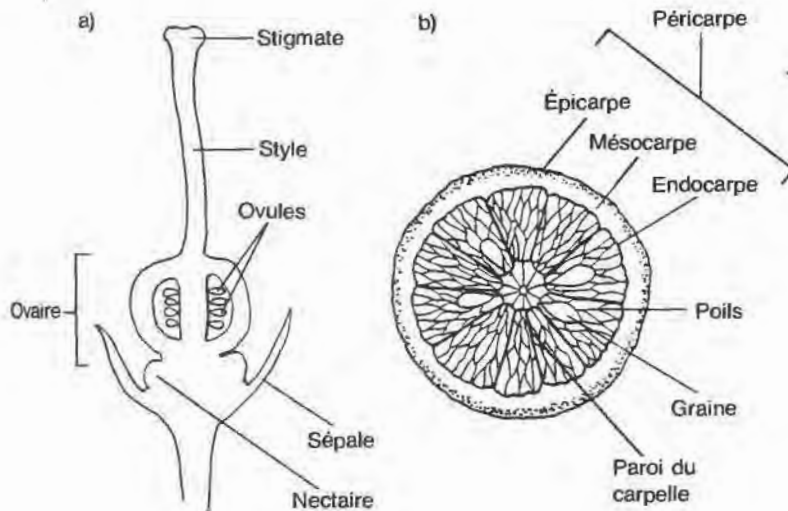


Figure 13.11
Formation du fruit chez l'Oranger: (a) fleur flétrie vue en coupe longitudinale, (b) fruit en coupe transversale. Les cellules très juteuses qui entourent les graines ou "pépins" sont des poils produits par l'épiderme interne du carpelle. Cet épiderme forme l'endocarpe, sorte de membrane qui entoure chaque carpelle ou "quartier". Le mésocarpe est formé des tissus blanchâtres de la "pelure" et l'épicarpe est la partie externe de couleur orange.

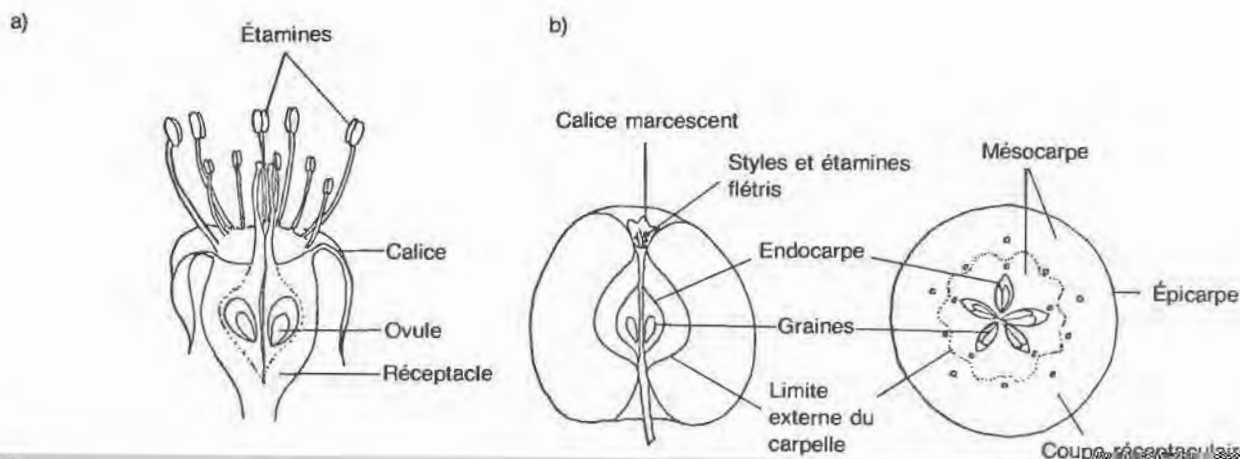


Figure 13.12

Formation du fruit chez le Pommier: (a) fleur flétrie en coupe longitudinale, (b) fruit en coupe longitudinale et en coupe transversale. L'ovaire et le réceptacle soudés l'un à l'autre produiront le fruit. L'endocarpe est la partie coriace entourant les cavités qui contiennent les graines ou "pépins" du "cœur" de la pomme. Le mésocarpe qui comprend à la fois les parois carpellaires et le réceptacle forme la partie charnue de la pomme. L'épicarpe forme la "pelure" de la pomme. Le calice marcescent et parfois les étamines sont visibles au pôle opposé au pédoncule.

Le *péricarpe* se divise en:

- **épicarpe**, qui correspond aux transformations cellulaires, de l'épiderme externe;
- **mésocarpe**, partie intermédiaire du tissu interne de la paroi ovarienne;
- **endocarpe**, constitué par la ou les assises de l'épiderme interne des carpelles.

L'épicarpe et l'endocarpe peuvent développer des fruits très juteux des oranges, des citrons, des mandarines. Ils entourent les graines et constituent l'attrait principal des produits par l'épiderme interne du carpe.

Diverses parties de la fleur ou de l'inflorescence participent à la formation du fruit : le calice, chez *Physalis alkekengi* (le Coccybale) (figure 13.13, b) et dans le genre *Morus* (figure 13.13, d) ;

- le verticille interne accrescent du péricarpe (l'Oseille, figure 13.13,a);
- une petite bractée en forme de sac, appelée *bractée périgyne*, et entourant l'akène dans le genre *Malus* (le Pommier, figure 13.12);
- les bractées florales soudées autour du réceptacle chez la Potentille (*Potentilla*, figure 13.13,b);
- le réceptacle séché chez la Potentille (*Potentilla*, figure 13.13,b) et chez le Pommier (*Malus*, figure 13.12), l'Ananas (*Ananas comosus*, figure 13.15, a) et le Rosier (*Rosa*, figure 13.15, b);
- le pédoncule floral chez l'Anacardier (*Anacardium occidentale*, figure 13.15, c);
- toute l'inflorescence chez le Figuier (*Ficus*, figure 13.15, d) et chez l'Ananas (*Ananas comosus*, figure 13.15, a) en plus des baies concrescentes, les bractées, qui participent à la formation du fruit.

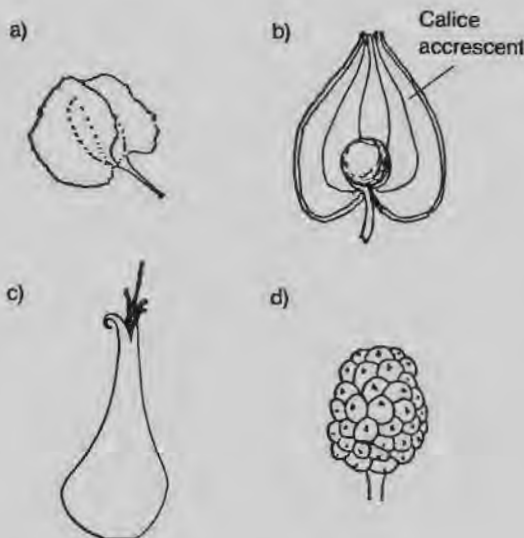


Figure 13.13

Pour former le fruit, l'ovaire s'associe (a) au péricône chez l'Oseille, (b) au calice accrescent chez la Lanterne chinoise, (c) à une bractée en forme de sac d'où émergent les trois stigmates flétris chez le Carex et (d) au calice devenu charnu dans la mûre du Mûrier.

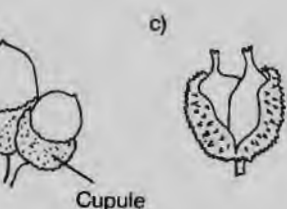


Figure 13.14

Les bractées florales soudées (a) entourent la noix, (b) forment la cupule du gland et (c) constituent une enveloppe incomplète autour de la châtaigne.



Les différents types de fruits se distinguent d'après le *nombre de carpelles par fleur* et le *nombre de fleurs qui prennent part à la formation du fruit* (tableau 13.2). Comme toute classification, celle des fruits est sujette à variantes d'après la conception des auteurs.

Pour certains de ceux-ci, un **fruit simple** doit dériver d'une seule fleur. Pour d'autres, il doit provenir d'un ovaire unicarpellé ou syncarpe; ces auteurs en excluent donc les fruits provenant de fleurs dialycarpellées ou apocarpes qui seraient des **fruits multiples**.

Pour certains auteurs encore, les fruits provenant de plusieurs fleurs distinctes d'une seule inflorescence sont des **fruits composés** (ananas, figue, mûre du Mûrier).

Des auteurs considèrent comme des **fruits complexes** ceux qui résultent de la combinaison de l'ovaire d'une fleur avec d'autres organes. Pour d'autres, ces formations seraient des **pseudo-fruits**, comme la pomme et la poire où intervient le réceptacle.

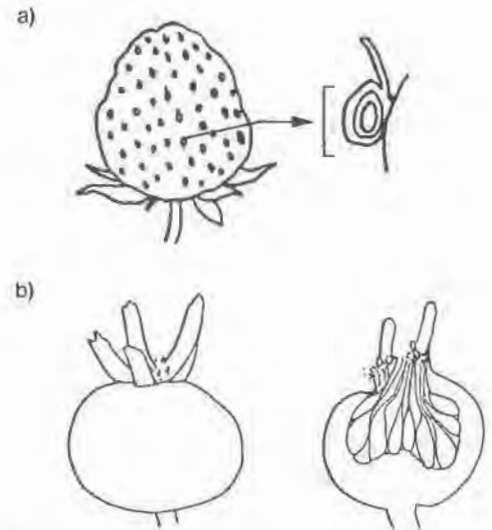


Figure 13.15
Fruit constitué du réceptacle devenu charnu (a) du Fraisier, où il est parsemé en surface de petits akènes, et (b) du Rosier, où il renferme des nucules.

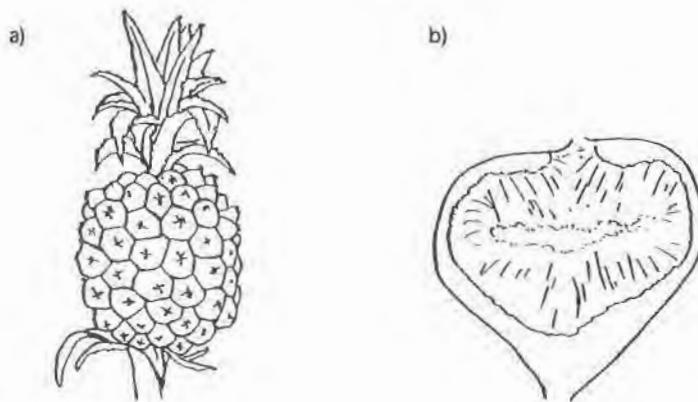


Figure 13.17
Fruits composés à la formation desquels participe l'ensemble de l'inflorescence: (a) de l'Ananas et (b) du Figuier.

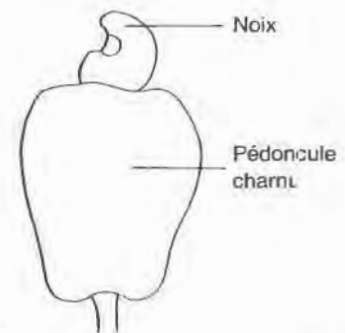


Figure 13.16
Fruit complexe ou pseudo-fruit de l'Anacardier avec la pomme de cajou (pédoncule charnu et comestible) surmontée du fruit proprement dit dont le péricarpe est impropre à la consommation mais dont la graine, appelée noix de cajou, est également comestible.

Tableau 13.2
Classification des fruits d'après leur origine.

Fruit provenant:		
- d'une seule fleur		
- unicarpellée ou gamocarpellée	—————	fruit simple
- dialycarpellée	—————	fruit multiple
- de plusieurs fleurs		
d'une même inflorescence	—————	fruit composé
- de la combinaison de l'ovaire d'une ou		
de plusieurs fleurs avec d'autres organes	—————	fruit complexe ou pseudo-fruit

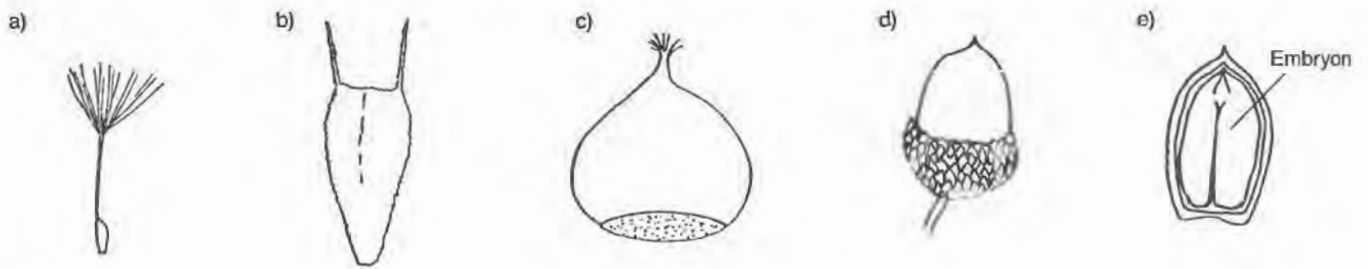


Figure 13.18

Akènes: (a) de Pissenlit, (b) de Bident, (c) de Châtaignier, (d) de Chêne; (e) coupe longitudinale d'un gland.

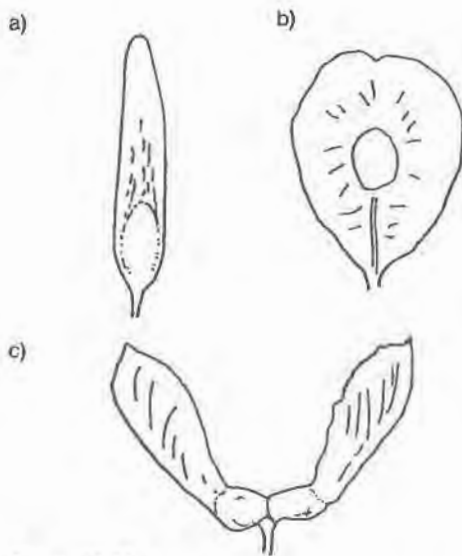


Figure 13.19

Samares (a) de Frêne et (b) d'Orme; (c) disamare d'Érable.

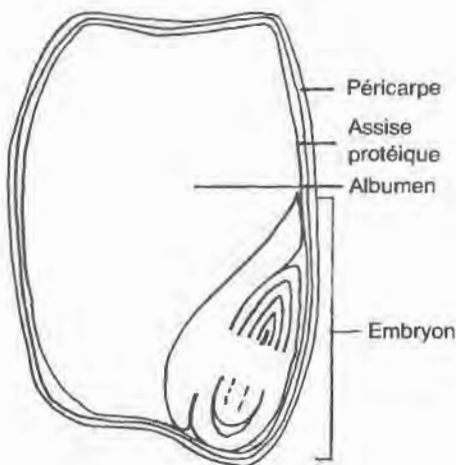


Figure 13.20

Coupe longitudinale d'un caryopse de Maïs.

Le développement relatif et la consistance de chaque partie du fruit permettent de distinguer des **fruits secs**, provenant de la dessiccation des parois de l'ovaire, et des **fruits charnus**, dans lesquels la paroi de l'ovaire devient partiellement ou totalement charnue ou juteuse. À maturité, certains fruits secs sont disséminés tels qu'ils se sont différenciés, sans s'ouvrir; ils sont **indéhiscents**. Chez les autres, qui sont **déhiscents**, des fentes ou le découpage d'ouvertures permettent la dispersion des graines.

Fruits secs indéhiscents

Généralement monospermes, ces fruits ne s'ouvrent pas à maturité. L'**akène** en est le représentant typique. C'est notamment le fruit des Astéracées. Sa paroi est membraneuse, plus ou moins dure et résistante (figure 13.18).

À ce type se rattachent plusieurs autres fruits.

La **samare** est un akène caractérisé par le prolongement du péricarpe en une aile latérale membraneuse comme chez le Frêne (*Fraxinus*) et l'Orme (*Ulmus*) (figure 13.19, a et b). La **disamare** de l'Érable (*Acer*) provient d'un ovaire à deux carpelles (figure 13.19, c).

Le **caryopse** est l'akène des Poacées dans lequel le péricarpe est accolé à l'albumen à la suite de la digestion des téguments par l'assise protéique de l'albumen (figure 13.20).

La **nucule** est un akène dont la paroi, particulièrement dure, est dite osseuse. C'est le cas chez le Noisetier (*Corylus*, figure 13.21) et chez le Rosier (*Rosa*, figure 13.15, b).

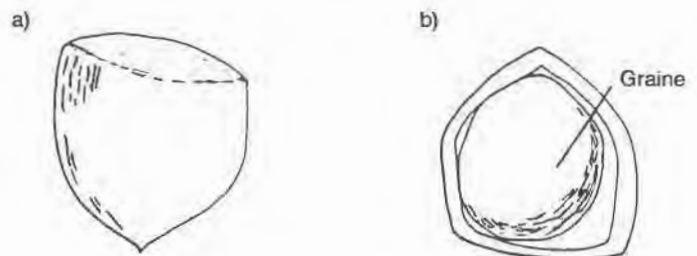
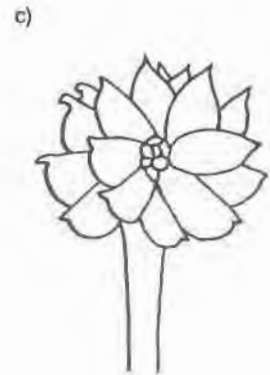
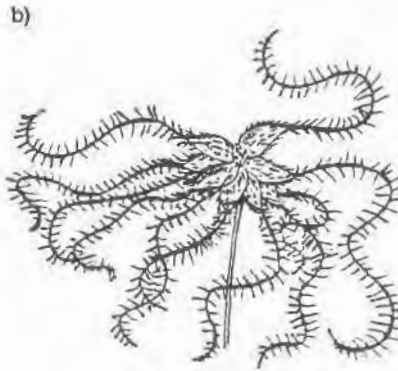


Figure 13.21

(a) Nucule de Noisetier, (b) coupe longitudinale montrant la graine entourée du péricarpe osseux.



Les **polyakènes** proviennent d'ovaires renfermant plusieurs carpelles libres. Ils se rencontrent par exemple chez la Benoîte (*Geum*), la Clématite (*Clematis*), la Renoncule (*Ranunculus*) (figure 13.22), l'Anémone (*Anemone*), la Potentille (*Potentilla*) ainsi que chez le Rosier (*Rosa*) et le Fraisier (*Fragaria*) (figure 13.15) où le réceptacle accrescent devient charnu.

Les **schizocarpes** sont des fruits semblables à des akènes mais issus d'ovaires syncarpes et dont les éléments s'individualisent par dessiccation en **méricarpe**: disamares des Érables (figure 13.23, d), diakènes des Apiacées et de certaines Rubiacées des régions tempérées (le Gailllet, *Galium*), tétrakènes des Lamiacées (la Sauge, *Salvia*, figure 13.23, c) et des Boraginacées (*Myosotis*), polyakènes des Malvacées et des Géraniacées (figure 13.23, a et b).

Les **akènes d'ovaires pluriloculaires** dont une seule loge arrive à maturité: cas de nombreuses Fagacées (le Chêne, *Quercus*; le Hêtre, *Fagus*) et Bétulacées (l'Aulne, *Alnus*; le Bouleau, *Betula*; etc.).

Figure 13.22
Polyakènes (a) de Benoîte, (b) de Clématite, (c) de Renoncule.

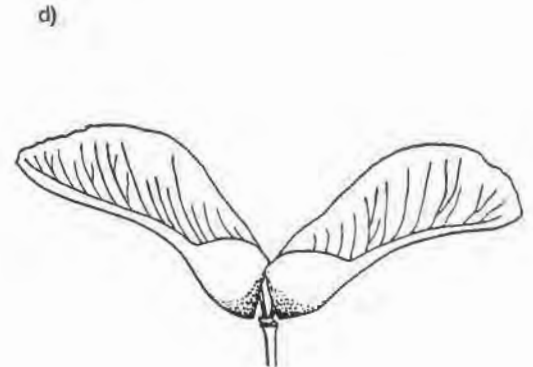
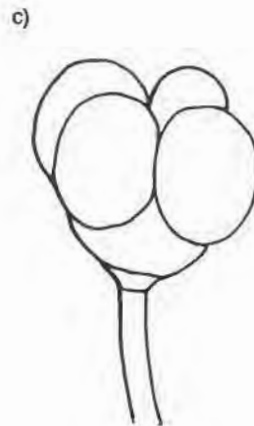
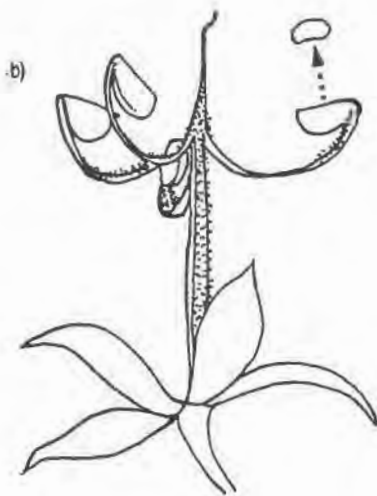
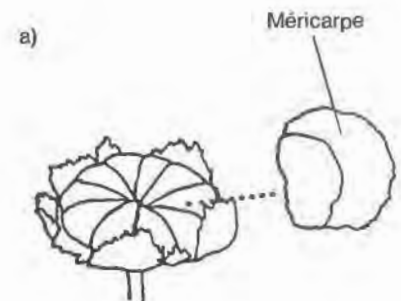


Figure 13.23
Schizocarpes (a) de Mauve, (b) de Géranium, (c) de Sauge et (d) d'Érable.

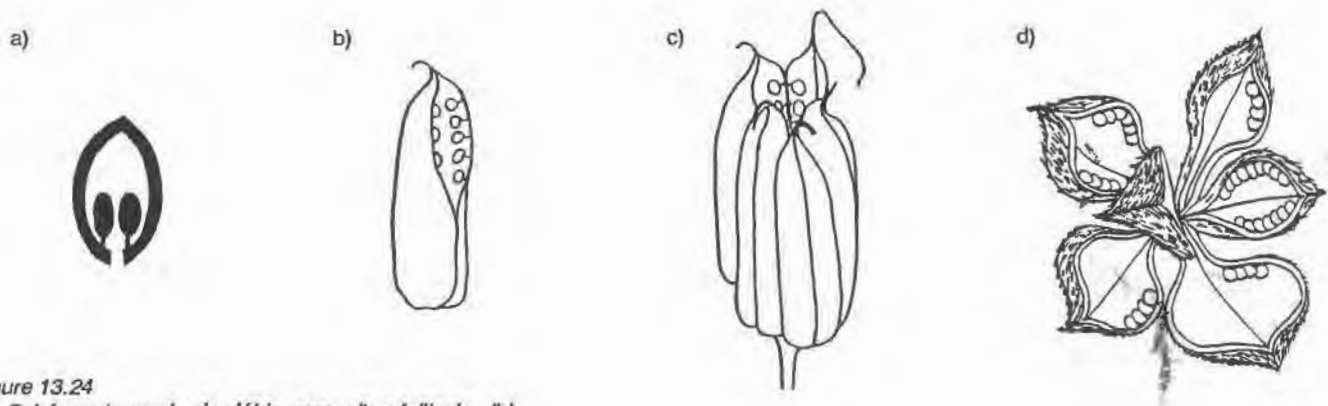


Figure 13.24

(a) Schéma du mode de déhiscence d'un follicule. (b) Follicule isolé d'Anémone. (c) Déhiscence des follicules d'une fleur d'Anémone et (d) de Pivoine.

Fruits secs déhiscents

Ces fruits sont pratiquement tous polyspermes. Ils sont classés selon le nombre et la relation des carpelles entre eux dans l'ovaire.

Fruits monocarpiques ou dialycarpiques

Ils proviennent d'ovaires à un carpelle ou à plusieurs carpelles libres.

Le **follicule** s'ouvre le long du placenta, par la ligne de suture ventrale des bords du carpelle (figure 13.24, a et b); c'est notamment le fruit de nombreuses Renonculacées (le Populage, *Caltha*; l'Hellébore, *Helleborus*; l'Anémone, *Anemone*, figure 13.24, b et c; etc.), de la Pivoine (*Paeonia*, figure 13.24, d) et des Asclépiadacées.

La **gousse** ou le **légume** s'ouvre en deux valves par deux fentes, l'une, suivant la suture des bords du carpelle, l'autre, le long de la nervure dorsale de ce dernier (la plupart des Fabacées: le Pois, *Pisum*, figure 13.25, b; etc.). Les **gosses lomentacées** présentent une constriction entre les graines et se fragmentent transversalement à ce niveau à maturité (le Sainfoin, *Hedysarum*; la Desmodie, *Desmodium*; la Coronille, *Coronilla*; figure 13.25, c, d et e). Chacun des fragments contenant une graine peut être déhiscents ou non. Dans d'autres cas, les gosses sont secondairement cloisonnées entre chaque graine et elles sont alors indéhiscents (l'Astragale, *Astragalus*).

Comme synonyme de gousse, le terme **légume** est à l'origine de l'ancien nom de la famille des Fabacées, les Légumineuses. Il prend alors un sens très différent de sa signification en culture maraîchère ainsi que dans le langage alimentaire et culinaire où il désigne toutes les plantes potagères dont certaines parties peuvent entrer dans l'alimentation humaine.

Fruits gamocarpiques

Dérivant d'ovaires à carpelles soudés, ces fruits sont des **capsules** caractérisées par leur mode de déhiscence ou d'ouverture. Il en existe une grande variété dont les principales sont (figure 13.26):

- la capsule **poricide**: par formation de pores ou de clapets comme chez le Pavot (*Papaver*) et le Muflier (*Antirrhinum majus*);
- la capsule **denticide**: par formation de dents au sommet, chez de nombreuses Caryophyllacées, notamment chez la Silène (*Silene*) et les Stellaires (*Stellaria*), dont le Mouron des oiseaux;

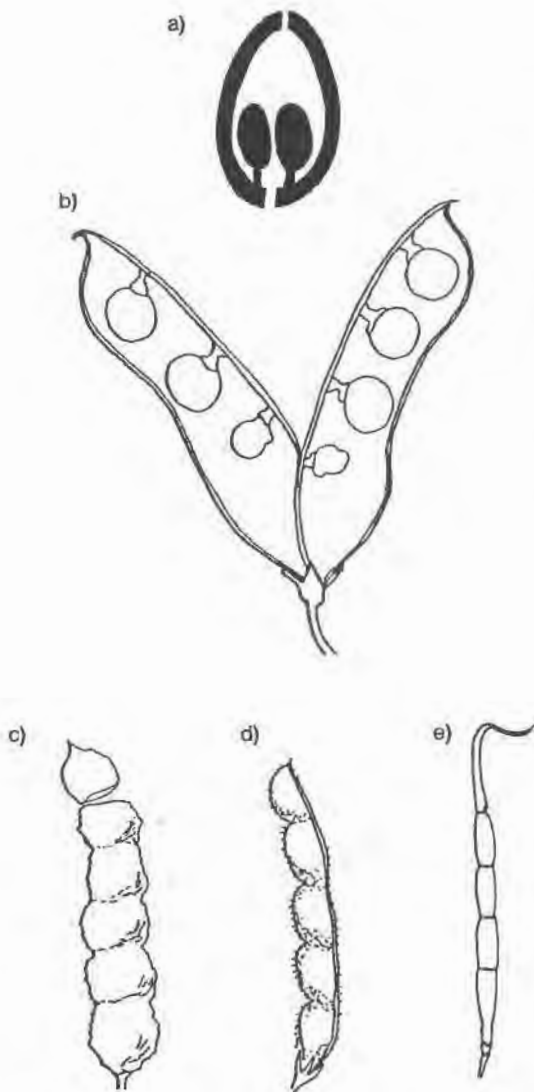


Figure 13.25

(a) Schéma du mode de déhiscence d'une gousse, (b) gousse de Pois ouverte, (c) gousse lomentacée de Sainfoin, (d) de Desmodie et (e) de Coronille.

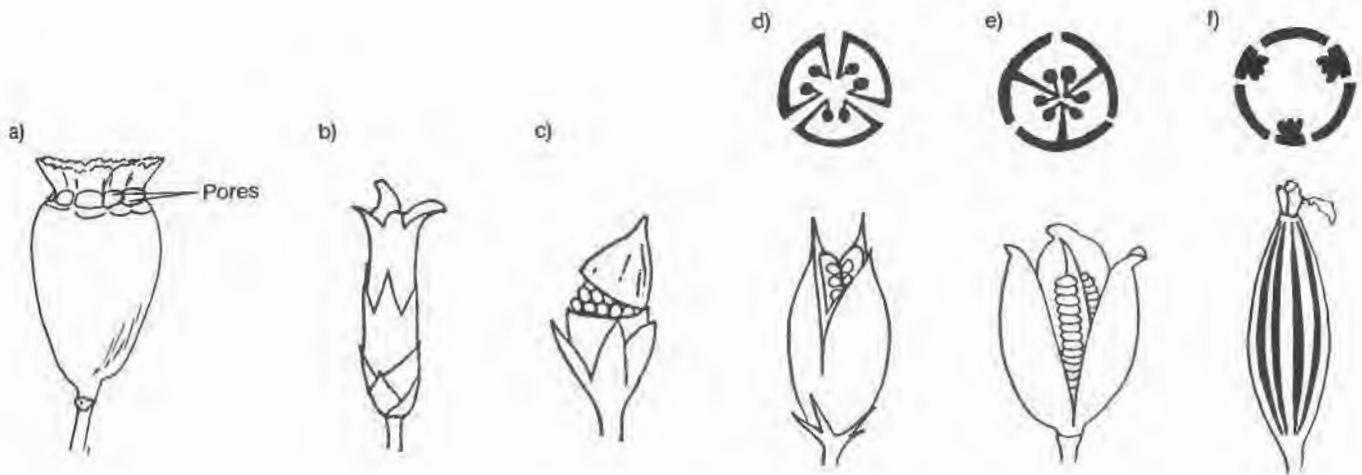


Figure 13.26

Capsules (a) à déhiscence poricide de Pavot, (b) à déhiscence denticide d'Oeillet; (c) pyxide de Plantain; (d) capsule septicide de Millepertuis et son schéma de déhiscence; (e) capsule loculicide de Tulipe et son schéma de déhiscence; (f) capsule à déhiscence valvaire d'Orchis maculé et son schéma de déhiscence.

- la **pyxide** à déhiscence **transversale**, où l'apparition d'une fente circulaire complète entraîne la chute de la partie supérieure de la capsule; c'est le cas chez le Plantain (*Plantago*) et chez le Mouron rouge (*Anagallis*) notamment;
- la capsule **septicide**, caractérisée par des fentes longitudinales entraînant le clivage de la paroi des cloisons ou **septs** séparant les loges (le Colchique, *Colchicum*; le Millepertuis, *Hypericum*);
- la capsule **loculicide**, dont la déhiscence s'effectue par une fente longitudinale au niveau des nervures des loges (la Tulipe, *Tulipa*);
- dans les capsules à déhiscence **valvaire**, le fruit se fend de chaque côté des placentas pariétaux en autant de valves que de carpelles (*Orchis maculata*).

Les fruits des Brassicacées (figure 13.27), issus d'un ovaire composé de deux carpelles, se rattachent à ce dernier type. Ils se présentent sous deux formes: la **silique** longue et étroite, qui se termine parfois par une partie indéhiscence ou **bec**, comme chez les Moutardes (*Brassica*), et la **silicule** aussi large que longue comme chez la Capselle bourse-à-pasteur (*Capsella bursa-pastoris*) et le Thlaspi (*Thlaspi*). La présence ou l'absence de bec sur la silique constitue un critère systématique important.

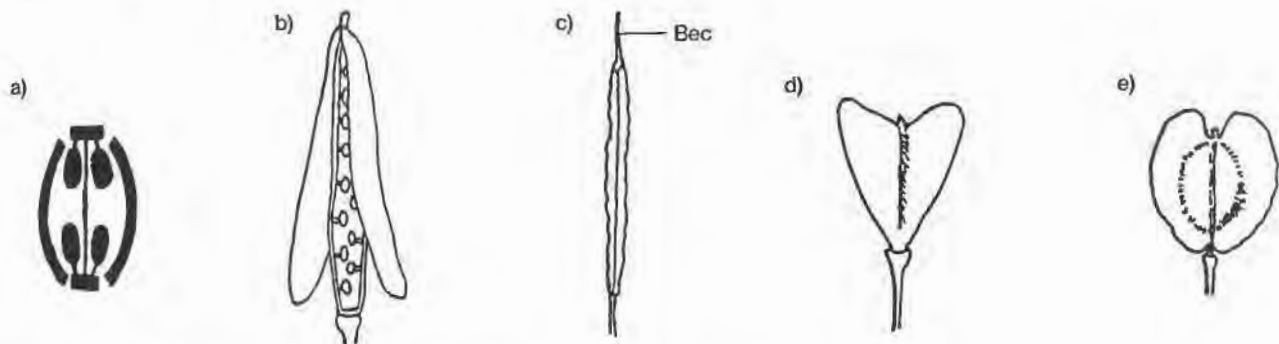


Figure 13.27

Siliques et silicules: (a) schéma de la déhiscence d'une silique coupée transversalement, (b) silique entrouverte de Giroflée, (c) silique de Chou pourvue d'un bec; (d) silicule de Capselle bourse-à-pasteur et (e) de Thlaspi.

Fruits charnus

Selon les parties du fruit qui deviennent charnues, on distingue les baies et les drupes.

Dans les **baies**, qui constituent la plupart des fruits à **pépins**, toutes les parties du péricarpe sont charnues et en contact direct avec la graine (ou pépin): la myrtille ou le bleuet, le raisin, la tomate, l'aubergine, le poivron, la groseille, la canneberge (figure 13.28).

Parmi les variantes de ce fruit, peuvent être mentionnés:

- les **agrumes** ou **hespérides** de la famille des Rutacées comme l'orange, le citron, le pamplemousse, la mandarine, la tangerine (figure 13.11);
- les **péponides** de la famille des Cucurbitacées: le melon, le concombre (figure 13.29), le cornichon, la courge, etc.

Plus rarement, les baies peuvent être monospermes. C'est le cas chez l'Avocatier (*Persea americana*), les Pipéracées, les Aracées et le Dattier (*Phoenix dactylifera*, figure 13.28).

Dans les **drupes** ou fruits à **noyau**, l'**endocarpe** devient **scléreux** ou **cartilagineux** (figure 13.30). Les types de drupes se distinguent d'après le nombre de noyaux par fruit et le groupement des fruits. Les drupes sont généralement **monospermes** (la prune, la cerise, la pêche, l'abricot, l'olive, la noix, la noix de coco), plus rarement **polyspermes** chez le Caféier (*Coffea*), le Lierre (*Hedera*), le Pommier (*Malus*, figure 13.12), le Poirier (*Pyrus*). Les framboises et les fruits (mûrons ou mûres) des autres espèces du genre *Rubus* sont des **polydrupes**. Celles-ci proviennent des carpelles libres d'une fleur unique qui évoluent individuellement en petites drupes ou **drupéoles**.

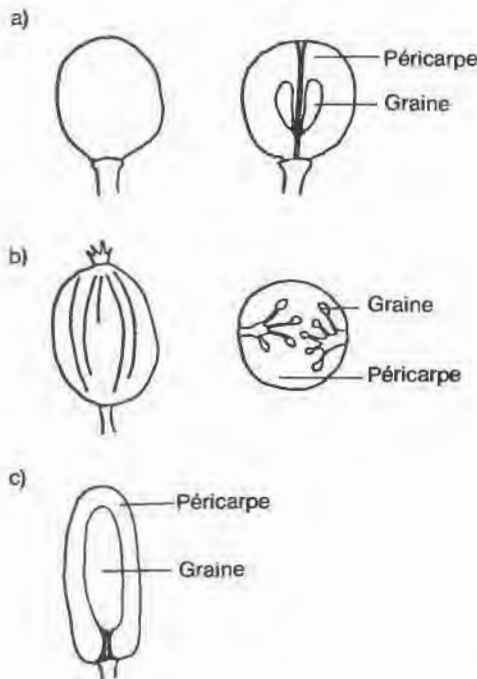


Figure 13.28
Exemples de baies: (a) un raisin et sa coupe longitudinale avec deux graines, (b) une groseille et sa coupe transversale; (c) coupe longitudinale d'une datte.

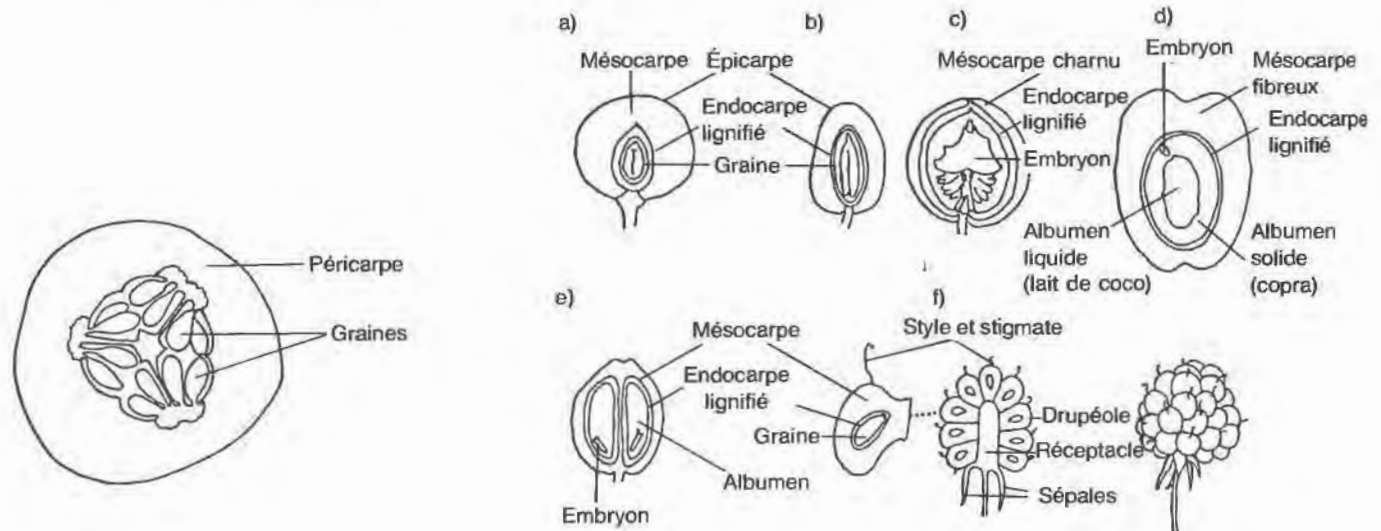


Figure 13.29
Coupe transversale dans un péponide de Concombre.

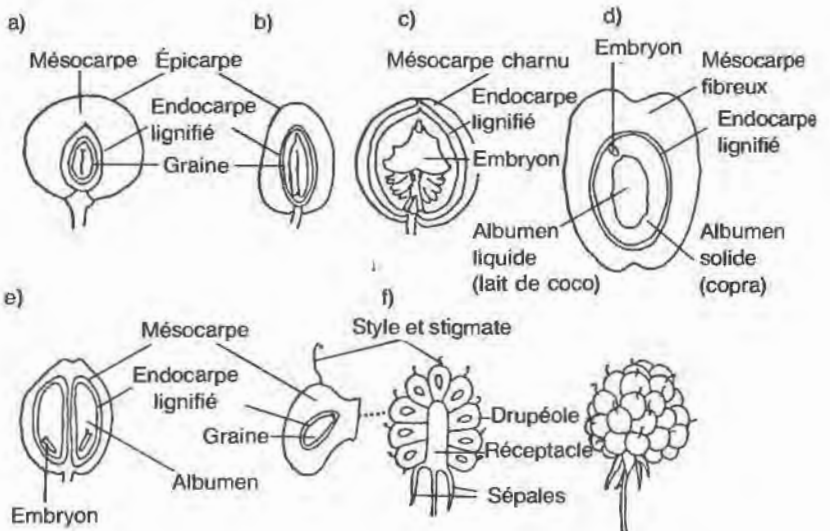


Figure 13.30
Coupes longitudinales de drupes monospermes: (a) cerise, (b) olive, (c) noix, (d) noix de coco; coupe longitudinale (e) d'une drupe polysperme de Caféier, (f) d'une polydrupe ainsi que d'une drupéole de Framboisier et vue d'ensemble d'une framboise.

13.3 La dissémination des fruits et des graines

La dispersion des graines et des fruits secs indéhiscent est favorisée par de nombreuses adaptations biologiques et morphologiques. La dissémination de ces organes peut être assurée par la plante elle-même, par le vent, par l'eau ou par les animaux. En l'absence d'intervention animale, les graines des fruits charnus sont libérées par le pourrissement des parois.

La dissémination directe par la plante ou **autochorie** peut s'effectuer par la chute des graines ou la projection de celles-ci grâce à l'élasticité de certaines parties du fruit. C'est le cas de la Balsamine (*Impatiens*), dont la capsule mûre éclate au moindre choc et en projette les graines, du Géranium (*Geranium*), où les graines sont dispersées par l'enroulement brusque des styles (figure 13.23), et de nombreuses Fabacées (figure 13.31), par la séparation brutale et l'enroulement des deux valves des gousses. Chez *Ecballium elaterium* (la Momordique), une Cucurbitacée des régions méditerranéennes, lorsque les fruits se détachent de leur pédoncule, la pression interne accumulée pendant la maturation provoque instantanément l'éjection des graines par l'orifice ainsi formé.

La dissémination par le vent ou **anémochorie** est rendue possible grâce à :

- la légèreté des graines,
- la présence de poils sur les graines chez le Saule (*Salix*), le Peuplier (*Populus*), l'Épilobe (*Epilobium*, figure 13.6), etc. ou sur les fruits, comme chez le Pissenlit (*Taraxacum*, figure 13.18), l'Anémone (*Anemone*), la Clématite (*Clematis*, figure 13.22), la Quenouille (*Typha*, figure 13.32), etc.;
- la présence d'ailes sur les graines de la Spargoute (*Spergula*), de la Lunaire (*Lunaria*), de la Gentiane (*Gentiana*), du Lilas (*Syringa vulgaris*) (figure 13.9) ou sur les fruits d'Orme (*Ulmus*), de Frêne (*Fraxinus*), d'Érable (*Acer*) (figure 13.19), etc.

Outre ces adaptations, plusieurs plantes ont développé des mécanismes plus particuliers relevant de l'anémochorie et concernant entre autres la dispersion d'**infrutescences** (l'infrutescence est l'ensemble des fruits issus d'une même inflorescence) ou de la presque totalité de leurs parties aériennes.

- Chez le Tilleul (*Tilia*, figure 13.33), l'unité de dissémination comporte une infrutescence entière dont le pédoncule est longuement soudé à la nervure médiane d'une bractée foliacée. À maturité, l'ensemble se détache et tombe en offrant prise au vent.

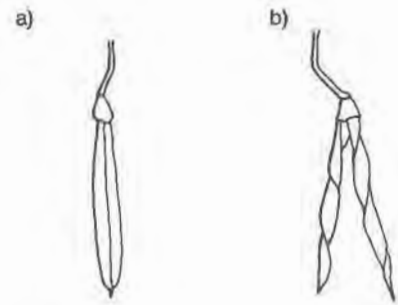
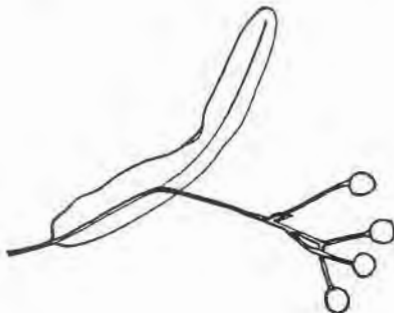


Figure 13.31

Chez de nombreuses Fabacées, les valves des gousses se tordent brusquement en spirale, provoquant l'éjection des graines: (a) gousse de Pois de Sibérie avant et (b) après sa déhiscence.



Figure 13.32

Infrutescence de Quenouille et libération de ses akènes.

Figure 13.33

Unité de dissémination du Tilleul.

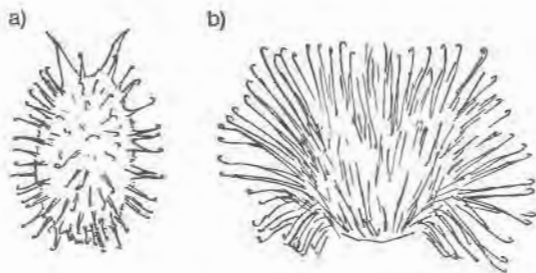


Figure 13.34
(a) Akène de Lampourde et (b) capitule de Bardane munis de crochets qui en favorisent la dispersion par les animaux.

- Le Chardon de Russie appelé également la Soude roulante (*Salsola pestifer*) est une espèce buissonnante, épineuse et envahissante, originaire d'Asie introduite notamment en Amérique du nord et en Europe. Ses plants desséchés sont brisés par le vent près de leur base et emportés par celui-ci sur de longues distances tout en éparpillant leurs akènes.

La dissémination par l'eau ou **hydrochorie** concerne non seulement les plantes aquatiques mais également les fruits et les graines de plantes terrestres tombés sur le sol. Le transport peut s'effectuer sur de grandes distances dans le milieu océanique, des centaines de kilomètres pour la noix de coco. Dans ce cas cependant, la conservation du pouvoir germinatif ne paraît pas assurée.

La dissémination par les animaux ou **zoochorie** peut être:

- *passive* dans le cas d'akènes munis d'aiguillons (certaines Apiacées), de crochets (la Lampourde, *Xanthium*, figure 13.33, a) ou d'un style crochu (la Benoîte, *Geum*, figure 13.22, a), ou même d'**infrutescences** (capitules des Bardanes ou Toques, *Arctium*, figure 13.33, b) qui s'accrochent au pelage ou aux vêtements;
- *active* dans le cas de graines dispersées par les fourmis qu'attirent les appendices riches en lipides (huile) ou encore de fruits consommés par les oiseaux et dont les graines traversent le tube digestif ou sont régurgitées.

Le Gui (*Viscum album*) est une espèce zoochore. Sa dissémination est principalement assurée par les grives draines et les fauvettes à tête noire.

13.4 La germination des graines

Le *phénomène de la germination* concerne autant les graines libres que celles formées dans un fruit indéhiscent.

Le terme "semence", utilisé en agriculture, horticulture et jardinage, peut s'appliquer indifféremment à toute partie de plante utilisée pour la multiplication des végétaux: fruit, graine, noyau, pépin, tubercule, bulbe, bulbille, etc.

La **germination des graines** est la reprise par l'embryon de son activité vitale en veilleuse depuis un temps plus ou moins long.

La germination requiert :

- des *conditions de milieu favorables* (humidité, oxygène, température et, parfois, lumière);
- l'*absence d'inhibition*, principalement d'inhibition tégumentaire (dormance d'origine tégumentaire);
- l'*absence de dormance* de l'embryon.

La **levée de dormance** est favorisée par certains stimulants dont l'action est parfois indispensable. Chez de nombreuses espèces des régions tempérées, la germination des graines requiert que celles-ci soient soumises à l'action d'un froid intense, de gelées. Chez certaines plantes tropicales, la sécheresse assure cette stimulation. La dormance de certaines graines doit être levée par le passage à travers le tube digestif d'oiseaux.

Le **pouvoir germinatif**, c'est-à-dire l'aptitude des graines à germer, est toujours limité. Selon les espèces, il s'élève à quelques jours,

quelques mois ou plusieurs années. Chez les plantes herbacées "sauvages", le pouvoir germinatif des graines paraît supérieur à celui des plantes cultivées (40 ans pour *Ambrosia*, l'Ambroisie ou l'Herbe à poux; 50 ans pour *Brassica nigra*, la Moutarde noire; 70 ans pour *Oenothera biennis*, l'Onagre).

Lors de l'hydratation, la graine gonfle fortement par absorption d'eau, principalement au niveau du micropyle ou de la chalaze. Ceux-ci sont plus perméables à l'eau que le tégument séminal qui se distend puis se rompt généralement au niveau du micropyle. Dans le cas des fruits secs indéhiscents, la paroi du fruit est rompue par le gonflement de la graine.

La reprise de la croissance n'est pas simultanée pour tous les organes; elle touche successivement la radicule, l'hypocotyle, les cotylédons et la gemmule. Lorsque la radicule a atteint une certaine longueur, les premiers poils absorbants se différencient.

La croissance de l'hypocotyle varie considérablement selon les espèces.

- En subissant un allongement très important, l'hypocotyle peut amener les cotylédons au-dessus du sol; c'est la germination **épigée** (figure 13.35) comme chez le Haricot (*Phaseolus*) et le Ricin (*Ricinus*) par exemple. Dans ce cas, les cotylédons peuvent s'accroître, surtout chez les graines exalbuminées.
- Lorsque l'allongement de l'hypocotyle est faible ou nul, les cotylédons restent dans le sol ou sont amenés tout au plus à sa surface. C'est la germination **hypogée** (figure 13.36) qui se rencontre chez le Chêne (*Quercus*), le Marronnier (*Aesculus*), le Pois (*Pisum sativum*), etc. ainsi que chez la plupart des Monocotylédones.

La gemmule se développe enfin et produit une tige feuillée. Le premier entre-nœud de cette tige est l'axe **épicotylé** ou **épicotyle**.

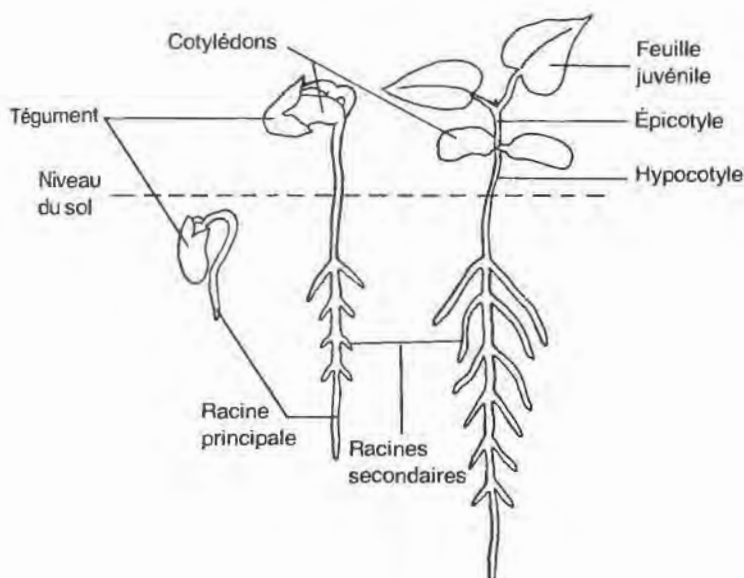


Figure 13.35
Germination épigée chez le Haricot (Dicotylédones).

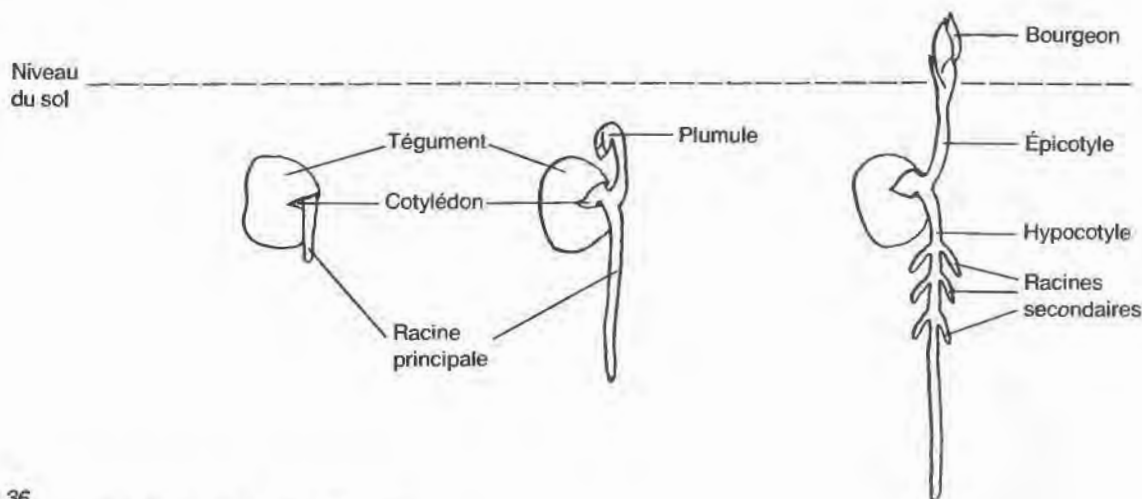


Figure 13.36
Germination hypogée chez le Pois (*Dicotylédones*).

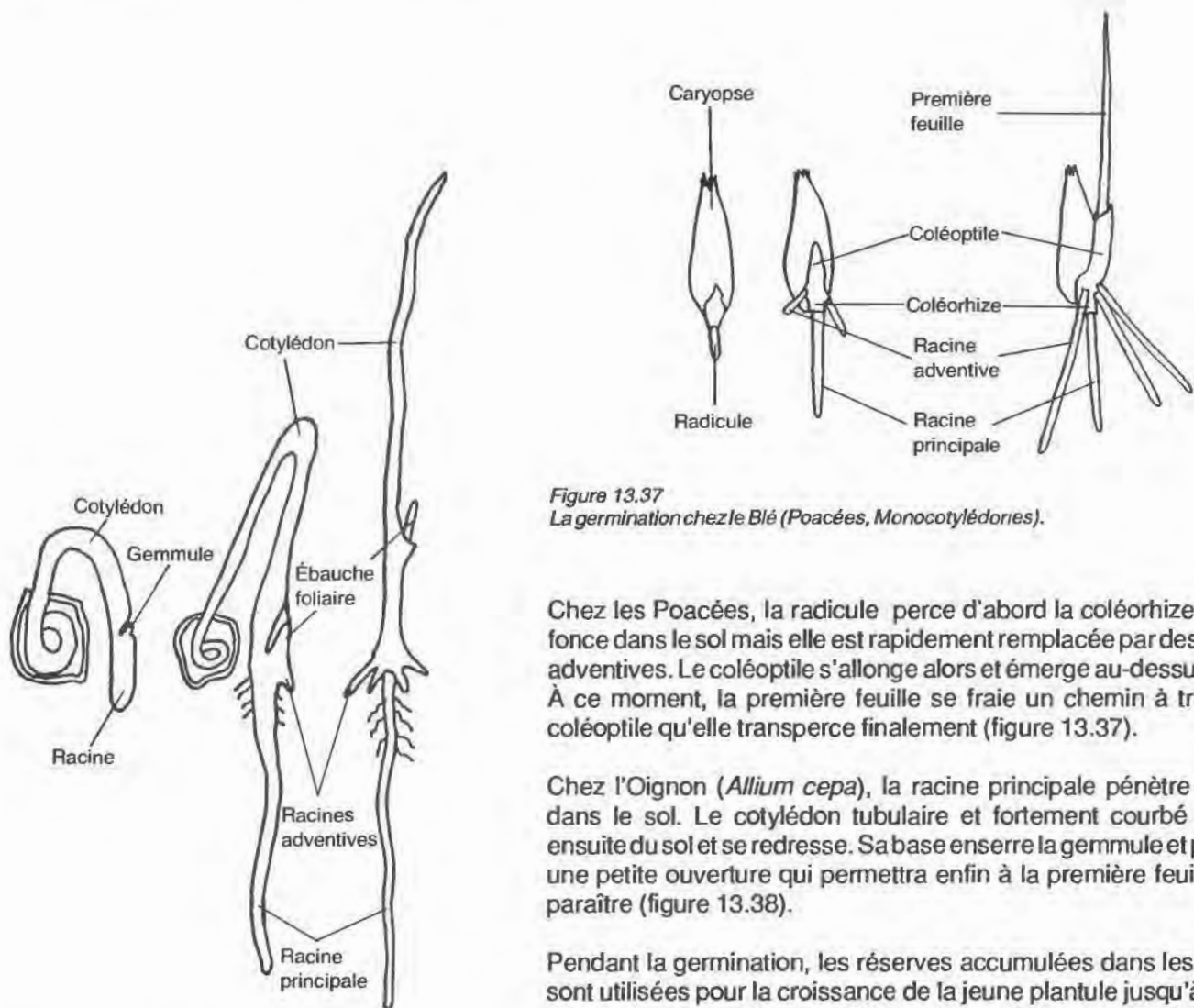


Figure 13.37
La germination chez le Blé (*Poacées*, *Monocotylédones*).

Chez les Poacées, la radicule perce d'abord la coléorhize et s'enfonce dans le sol mais elle est rapidement remplacée par des racines adventives. Le coléoptile s'allonge alors et émerge au-dessus du sol. À ce moment, la première feuille se fraie un chemin à travers le coléoptile qu'elle transperce finalement (figure 13.37).

Chez l'Oignon (*Allium cepa*), la racine principale pénètre d'abord dans le sol. Le cotylédon tubulaire et fortement courbé émerge ensuite du sol et se redresse. Sa base enserre la gemmule et possède une petite ouverture qui permettra enfin à la première feuille d'apparaître (figure 13.38).

Pendant la germination, les réserves accumulées dans les graines sont utilisées pour la croissance de la jeune plantule jusqu'à ce que des feuilles complètement différenciées soient capables d'effectuer la photosynthèse. À ce stade, la plante possède d'autre part un système racinaire suffisant pour mener une vie autonome.

Figure 13.38
La germination chez l'Oignon (*Monocotylédones*).

guide d'étude

Définir et décrire

13.1 graine
embryon
albumen
tégument séminal
cellule basale
suspenseur
cellule terminale
stade cordiforme
méristème terminal ou point végétatif
axe hypocotylé ou hypocotyle
cotylédon
gemmule
radicule
tigelle
scutellum
coléoptile
épiblaste
coléorhize
albumen de type nucléaire
syncytium ou cénocyte
albumen de type cellulaire
albumen de type mixte
assise protéique ou couche à aleurone
caroncule
arillode
arille
strophiole
grain d'aleurone
dormance
graine exalbuminée
graine albuminée
périsperme

13.2 fruit
péricarpe
épicarpe
mésocarpe
endocarpe
fruit simple
fruit multiple
fruit composé
fruit complexe
pseudo-fruit
fruit sec
fruit charnu
fruit indéhiscence
fruit déhiscence
akène

samare
disamare
caryopse
nucule
polyakène
schizocarpe
méricarpe
fruit monocarpique
fruit dialycarpique
follicule
gousse ou légume
gousse lomentacée
fruit gamocarpique
capsule
capsule poricide
capsule denticide
capsule transversale
pyxide
capsule septicide
capsule loculicide
capsule à déhiscence valvaire
silique
bec de la silique
silicule
baie
pépin
agrume ou hespéride
péponide
drupe
drupe monosperme
drupe polysperme
polydrupe
drupéole

13.3 autochorie
anémochorie
hydrochorie
zoochorie
infrutescence

13.4 semence
germination de la graine
levée de dormance de la graine
pouvoir germinatif
germination épigée
germination hypogée
axe épicotylé ou épicotyle

Quelques questions

Qu' advient-il de la fleur après la fécondation?

Quelles sont les principales parties de la graine?

Comparer la structure de l'embryon des Dicotylédones et des Monocotylédones.

Comment se forme l'albumen? Quelles sont les différentes modalités de sa formation?

Quelles sont les étapes de la maturation des graines?

Quels sont les différents modes de dissémination des fruits et des graines?

Qu'est-ce que la germination? Quels sont les facteurs nécessaires pour qu'elle se produise?

Quelle est la structure du fruit?

Chaque "quartier" d'orange correspond-il à un carpelle? Expliquer la réponse.

Quelle est la structure du péricarpe et quelle en est l'origine?

Qu'est-ce qu'un akène? En décrire les différents types.

Alors que les pommes et les poires ont des pépins, expliquer pourquoi il est possible de classer ces fruits parmi les drupes.

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Les graines conservent la forme des ovules mais sont de taille plus grande.

Au cours de son développement, l'albumen présente un stade cordiforme.

Après avoir atteint un certain développement, l'embryon interrompt sa croissance et entre en dormance.

L'embryon des plantes parasites reste petit et rudimentaire.

Les matières de réserve de la graine peuvent être de nature protéique, glucidique ou lipidique.

Les téguments séminaux, plus ou moins imperméables, jouent un rôle protecteur à l'égard du fruit.

Seul le tégument externe de l'ovule prend activement part à la formation du tégument séminal.

Le tégument de certaines graines peut développer diverses annexes, même parfois des ailes dont les fruits sont toujours dépourvus.

Au moment de la dissémination, la graine se détache du funicule au niveau du micropyle; le funicule reste attaché au fruit.

Le pouvoir germinatif des graines est illimité.

Dans les fruits secs déhiscent, c'est l'ouverture, la rupture ou la dessiccation du péricarpe qui libérera les graines.

Dans les agrumes, les cellules très juteuses qui entourent les graines sont des poils produits par l'épiderme interne du carpelle.

Diverses parties de la fleur ou de l'inflorescence peuvent contribuer, avec la paroi de l'ovaire, à la formation du fruit.

Chez l'Ananas, toute l'inflorescence, bractées et axe compris, participe à la formation d'une infrutescence charnue.

Les noyaux des drupes comme la cerise, la prune, la pêche et la datte sont des graines.

La dispersion des fruits ailés comme les samares relève de l'anémophilie.

pour en savoir plus...

Sur la culture d'embryons et l'amélioration des plantes

RIVES, M. (1984) L'amélioration des plantes. *La Recherche* 15 (155): 752-766.

la reproduction chez les Gymnospermes

14.1 Caractères généraux

Chez les Gymnospermes, l'appareil reproducteur est limité aux organes sexuels et dépourvu de tout périgone typique. Chaque appareil reproducteur étant toujours unisexe, les espèces sont monoïques ou dioïques. Plusieurs caractères distinguent les organes sexuels des Gymnospermes de ceux des Angiospermes.

- Les ovules ne sont jamais inclus dans un ovaire et il n'y a pas de carpelles.
- Les grains de pollen parviennent directement au sommet de l'ovule et y germent.
- La double fécondation n'existe pas.
- L'absence de carpelles exclut la formation de fruits.

Dans la description qui suit, le Pin (*Pinus*, figure 14.1) servira d'exemple. Largement répandu dans l'hémisphère nord, ce genre est représentatif

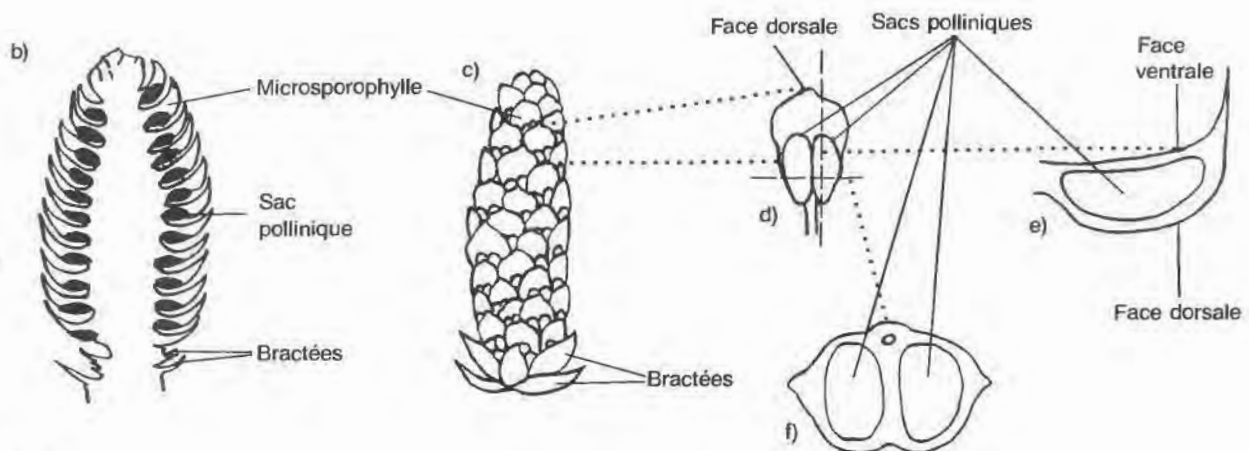


Figure 14.1
(a) Cônes mâles de Pin au sommet d'un rameau; (b) coupe longitudinale et (c) vue d'ensemble d'un cône mâle isolé; (d) vue dorsale et coupes (e) longitudinale et (f) transversale d'une microsporophylle.

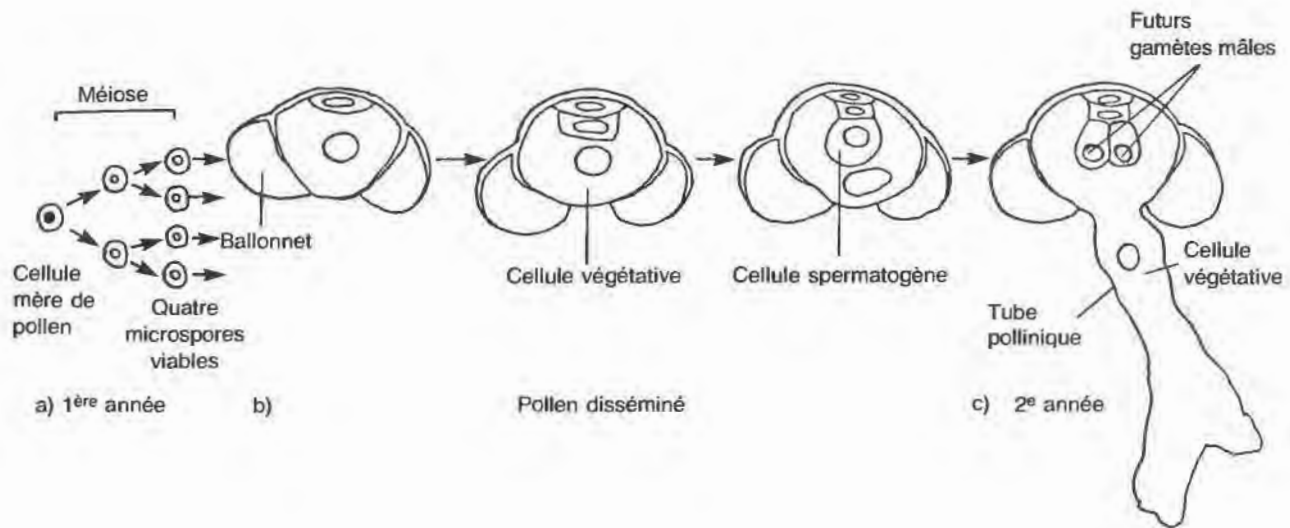


Figure 14.2

Formation du gamétophyte mâle et germination du grain de pollen chez le Pin: (a) méiose et production des microspores, (b) maturation du pollen et formation du gamétophyte mâle pluricellulaire, (c) germination d'un grain de pollen avec formation du tube pollinique.

des Conifères (classe des Coniféroopsides) (du grec, *fero* = je porte), c'est-à-dire des Gymnospermes dont les organes reproducteurs sont disposés en **cônes** ou **strobiles**.

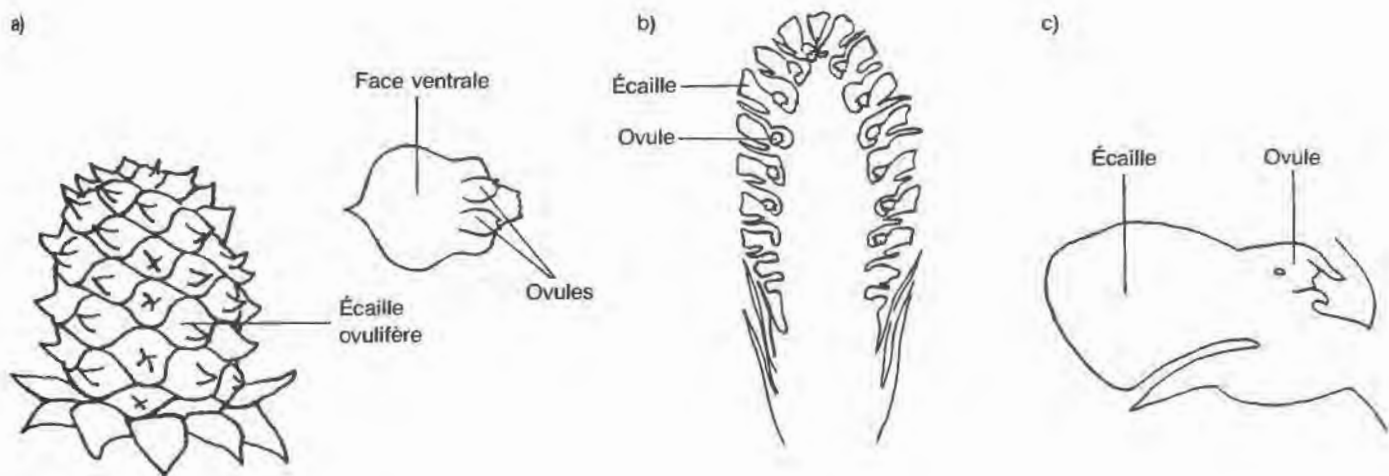
14.2 L'appareil reproducteur mâle

Chez le Pin (*Pinus*), les organes reproducteurs mâles apparaissent au printemps sous la forme de petits cônes groupés à la base de jeunes rameaux de l'année (figure 14.1, a et b). Ces cônes comportent de nombreuses écailles ou **microsporophylles** disposées en spirale sur des axes spéciaux. À la base du cône, quelques bractées pourraient être considérées comme l'équivalent d'un périanthe. Les microsporophylles se comportent comme les étamines chez les Angiospermes. Sur leur face dorsale (inférieure), elles portent chacune deux sacs polliniques (figure 14.1, c, d et e) au sein desquels se forment, par la méiose (figure 14.2, a), des microspores qui évolueront en grains de pollen.

Dans certains cas, les sacs polliniques peuvent être plus nombreux (*Taxus*, l'If; *Cycas*).

Le développement du sac pollinique ressemble sensiblement à celui des Angiospermes. Par contre, le grain de pollen (figure 14.2, b) est le siège d'un *plus grand nombre de mitoses* que celui des Angiospermes; il en résulte la formation d'un **gamétophyte** ou **prothalle mâle pluricellulaire** comportant une **anthéridie** qui produit deux gamètes mâles (figure 14.2, c). Comme chez les Angiospermes, ces gamètes ne sont pas ciliés et un tube pollinique les conduit jusqu'à l'archégone. Dans d'autres groupes, considérés comme plus primitifs (Ginkgoales et Cycadales), les gamètes mâles complètement différenciés sont ciliés et mobiles.

Toutes les Gymnospermes sont anémophiles. Chez le Pin, l'anémophilie est favorisée par la présence de deux ballonnet dans la paroi du grain de pollen (figures 8.14 et 14.2).



14.3 L'appareil reproducteur femelle

Organisation de l'appareil reproducteur femelle

L'appareil reproducteur femelle du Pin (*Pinus*) est formé de petits cônes colorés et disposés à l'extrémité de certains rameaux de l'année (figures 14.3 et 14.13, a). Ces cônes portent des bractées disposées en spirale et porteuses à leur aisselle d'écaillés fertiles, les **macrosporophylles**. Près de l'axe et à leur face supérieure, chaque macrosporophylle porte deux ovules dont le micropyle est orienté vers l'axe du cône. L'ovule est toujours *orthotrope*, *unitegminé* et *nu*, c'est-à-dire non inclus dans un carpelle.

Dans d'autres groupes, les ovules sont de nature *caulinaire*. Ils sont disposés à l'extrémité d'un rameau et entourés d'un petit bourrelet annulaire. Chez l'If (*Taxus*, figure 14.4, a), ils se trouvent à l'aisselle de bractées qui manquent chez le Ginkgo (*Ginkgo*, figure 14.4, b). Dans les genres *Gnetum* et *Ephedra*, (figure 14.3, c) de l'ordre des Gnétales, le groupe le plus évolué, chaque ovule est inclus dans des bractées soudées. Cette formation est parfois considérée comme un rudiment d'ovaire.

Formation du gamétophyte femelle, différenciation de l'archégone et pollinisation

Une ou plusieurs cellules sous-épidermiques du nucelle subissent la méiose et produisent quatre cellules *haploïdes* disposées en file. Dans chacune de ces tétrades, seule la mégaspore la plus profonde persiste et, par mitoses nombreuses, produit le gamétophyte femelle nommé **endosperme** (figure 14.5).

Tissu de réserve qui sert à nourrir l'embryon, l'endosperme produit d'abord un nombre variable d'**archégonies** (organes sexuels femelles), pluricellulaires comportant l'**oosphère** (gamète femelle) et

Figure 14.3
Structure du cône femelle de Pin: (a) vue d'ensemble d'un cône et face ventrale d'une macrosporophylle; coupe longitudinale (b) d'un cône et (c) d'une macrosporophylle.

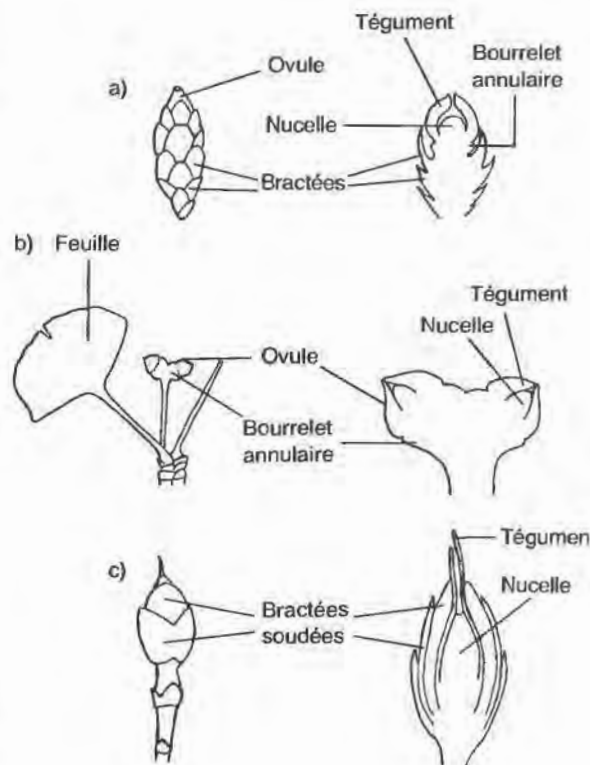


Figure 14.4
Aspect extérieur et coupes longitudinales d'organes reproducteurs femelles (a) d'If, (b) de Ginkgo, (c) d'Ephédra.

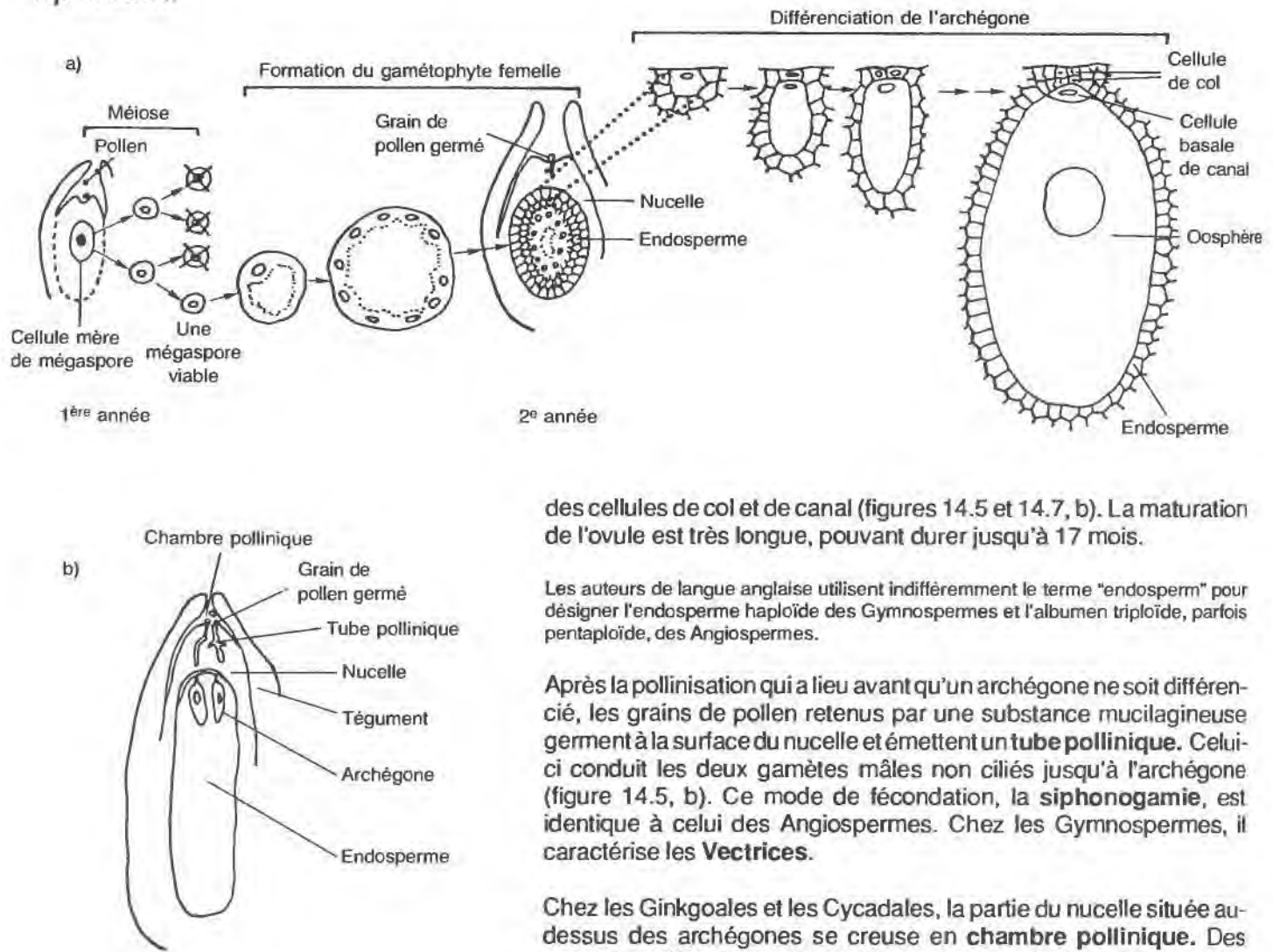


Figure 14.5

(a) Formation du gamétophyte femelle et différenciation de l'archéogone chez le Pin: une seule cellule issue de la méiose produit le gamétophyte femelle ou endosperme dont une ou plusieurs cellules se différencieront en archéogone; (b) ovule avec des archéogones différenciés.

des cellules de col et de canal (figures 14.5 et 14.7, b). La maturation de l'ovule est très longue, pouvant durer jusqu'à 17 mois.

Les auteurs de langue anglaise utilisent indifféremment le terme "endosperm" pour désigner l'endosperme haploïde des Gymnospermes et l'albumen triploïde, parfois pentaploïde, des Angiospermes.

Après la pollinisation qui a lieu avant qu'un archéogone ne soit différencié, les grains de pollen retenus par une substance mucilagineuse germent à la surface du nucelle et émettent un **tube pollinique**. Celui-ci conduit les deux gamètes mâles non ciliés jusqu'à l'archéogone (figure 14.5, b). Ce mode de fécondation, la **siphonogamie**, est identique à celui des Angiospermes. Chez les Gymnospermes, il caractérise les **Vectrices**.

Chez les Ginkgoales et les Cycadales, la partie du nucelle située au-dessus des archéogones se creuse en **chambre pollinique**. Des grains de pollen s'y fixeront et libéreront deux **anthérozoïdes**, gamètes mâles ciliés et mobiles, capables de se déplacer dans le milieu aqueux accumulé dans la chambre pollinique (figure 14.6). Ce mode de fécondation est la **zoïdogamie**. Chez les Gymnospermes actuelles, il est propre à ces deux ordres, appelés parfois les **Natrices** et considérés comme plus primitifs.

Un seul des deux gamètes formés par grain de pollen féconde l'oosphère; le second féconde l'oosphère d'un archéogone voisin ou reste inutilisé et dégénère. Deux ou trois archéogones peuvent être fécondés par ovule mais, finalement, un seul zygote se développe.

Le délai entre la pollinisation et la fécondation est long, de l'ordre de plusieurs mois.

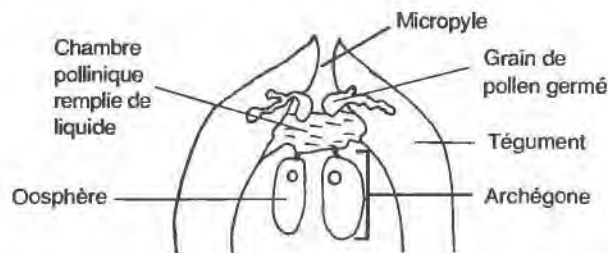


Figure 14.6

Fécondation par des gamètes mâles ciliés chez le Cycas: le grain de pollen se fixe sur le tégument; la désagrégation des tissus du nucelle surmontant les archéogones produit une cavité remplie de liquide permettant aux gamètes mâles de nager jusqu'aux archéogones.

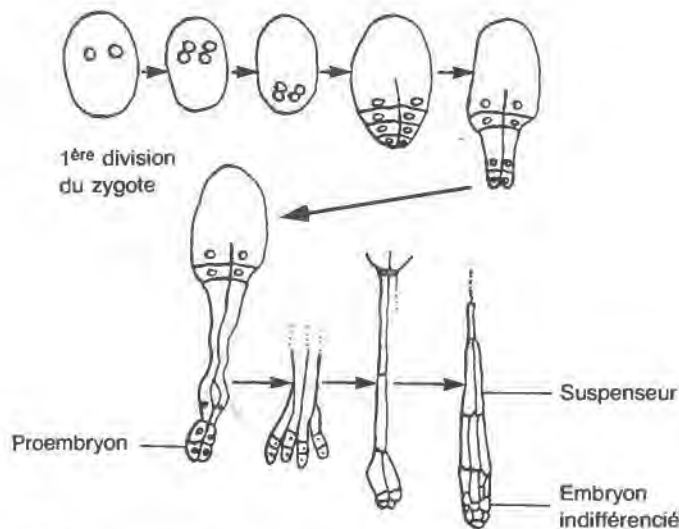


Figure 14.8

Formation du proembryon et de l'embryon chez le Pin: les quatre premiers noyaux issus de la division du zygote migrent au pôle basal de l'ancienne oosphère, s'y divisent et produisent un proembryon à l'extrémité d'un suspenseur; chaque proembryon produit quatre embryons indifférenciés.

14.4 L'embryon et la graine

Le zygote ($2n$) et ses cellules filles se divisent par mitoses et produisent un cordon cellulaire, le **suspenseur**, terminé par un **proembryon** (figure 14.8). Celui-ci est un massif méristématique indifférencié; il constitue un stade intermédiaire entre le zygote et l'embryon.

La croissance du suspenseur enfonce le proembryon dans le tissu de réserve que constitue l'endosperme.

Le proembryon évolue en un ou plusieurs embryons (figure 14.8). La polyembryonie n'est pas rare chez les Gymnospermes. Elle a deux origines: la présence dans chaque ovule de plusieurs archégones qui peuvent tous être fécondés et la formation, à partir de chacun d'eux, de plusieurs embryons. Toutefois, il ne persiste qu'un seul embryon dans la graine mûre.

L'embryon y est semblable à celui des Angiospermes (figure 14.9); il produit cependant un nombre variable et plus élevé de cotylédons (figure 14.11). Le tégument se différencie pour assurer la protection de la graine. Chez le Pin, celle-ci est pourvue d'une aile qui en facilite la dispersion. Cette aile provient de la délamination de la partie supérieure de l'écaille (figure 14.10).

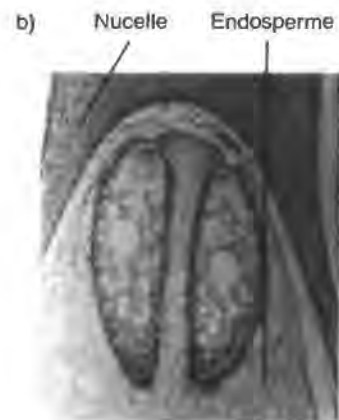
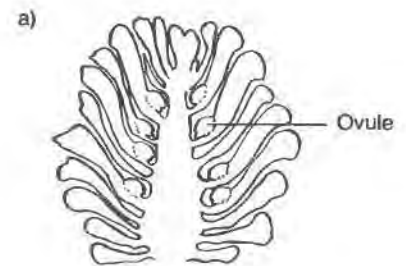
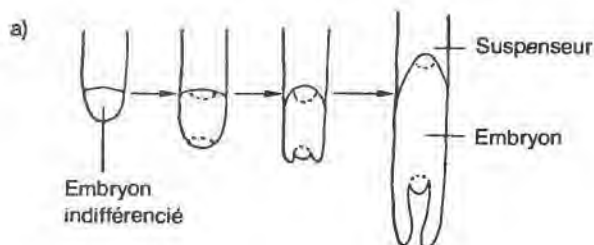


Figure 14.7

(a) Coupe longitudinale dans un cône femelle de Pin âgé d'un an; (b) deux archégones différenciés entourés d'endosperme.

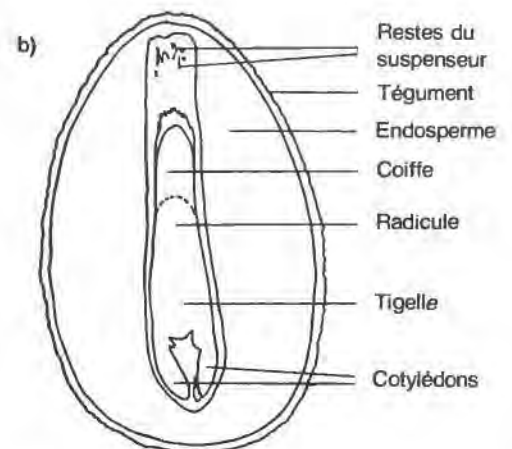


Figure 14.9

(a) Différenciation et (b) disposition de l'embryon dans la graine mûre chez le Pin.

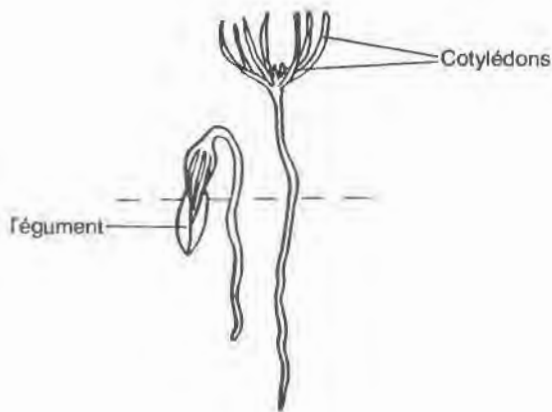


Figure 14.11

Germination épigée de la graine de Pin: l'embryon possède plus de deux cotylédons.

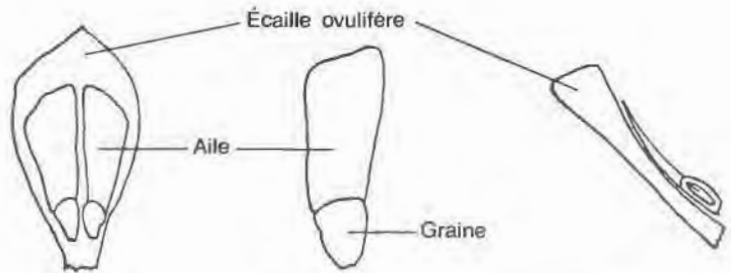


Figure 14.10

Au centre, graine de Pin isolée; sa position sur l'écaille ovulifère en vue de face, à gauche, et en coupe longitudinale, à droite.

Les graines sont parfois entourées de portions charnues. Celles-ci peuvent provenir d'écailles ou des parties externes du tégument. Ces formations confèrent à l'ovule l'apparence d'un fruit, telle la fausse baie du Genévrier (*Juniperus*) et de l'If ou le Buis de sapin (*Taxus*). La graine de *Ginkgo* a l'apparence d'une drupe; le tégument est charnu dans sa partie externe et fibreux dans sa partie interne mais il s'agit d'un faux fruit (figure 14.12). En effet, les pièces nécessaires à la formation d'un fruit, les carpelles et l'ovaire, n'existent pas chez les Gymnospermes.

La graine s'échappe du cône au cours de la maturation de l'embryon qui est toujours lente. Après une période de repos, la graine germe lorsqu'elle trouve des conditions favorables. Chez toutes les Coniféroïdes, la germination est épigée et le nombre des cotylédons est supérieur à deux (figure 14.11).

Chez les Natrices, les organes femelles qui se détachent de la plante sont des ovules pollinisés mais dont l'oosphère n'est pas encore fécondée. Sous cet angle, les Natrices sont considérées comme des Préphanérogames. *Cycas* et *Ginkgo* ont une germination hypogée et, habituellement, deux cotylédons.

L'évolution des cônes femelles et la maturation des graines sont assez lentes chez les Gymnospermes. Ainsi, chez plusieurs espèces de Pin, comme le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), on peut observer à la fin du printemps au moins trois sortes de cônes d'âges différents le long d'un même rameau. À l'extrémité de pousses de l'année se trouvent de petits cônes rouges, d'un centimètre de long à peine. Plus bas, au sommet de la portion de rameau de l'année précédente, sont insérés des cônes verts plus développés âgés d'un an et, plus bas encore, âgés de deux ans, des cônes brun-gris aux écailles écartées. Ceux-ci persistent après la dispersion des graines qui a eu lieu au cours des mois précédents (figure 14.13). Les cônes de Pin gris (*Pinus divaricata*) peuvent persister sur l'arbre durant 10 à 15 ans avant de libérer leurs graines.

Figure 14.12

Faux fruits de Gymnospermes.

(a) Fausse baie de Genévrier et sa coupe transversale: les bractées coalescentes et devenues charnues entourent trois graines.

(b) Fausse baie d'If: aspect extérieur et coupe longitudinale montrant la graine entourée d'un arille provenant de la croissance d'un bourrelet annulaire situé à la base de l'ovule.

(c) Fausse drupe de *Ginkgo* et sa coupe longitudinale mettant en évidence les parties externe, charnue, et interne, dure, du tégument de la graine.

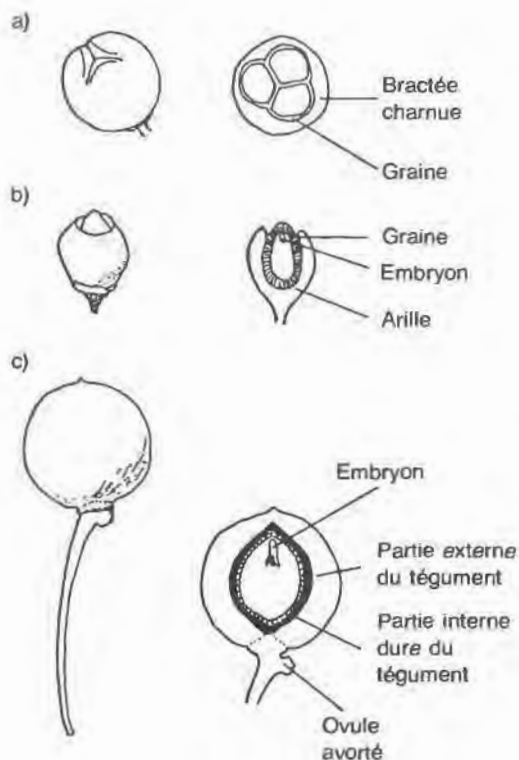


Tableau 14.1

Cycle évolutif des Gymnospermes (-, haploïde; =, diploïde; M, méiose; F, fécondation).

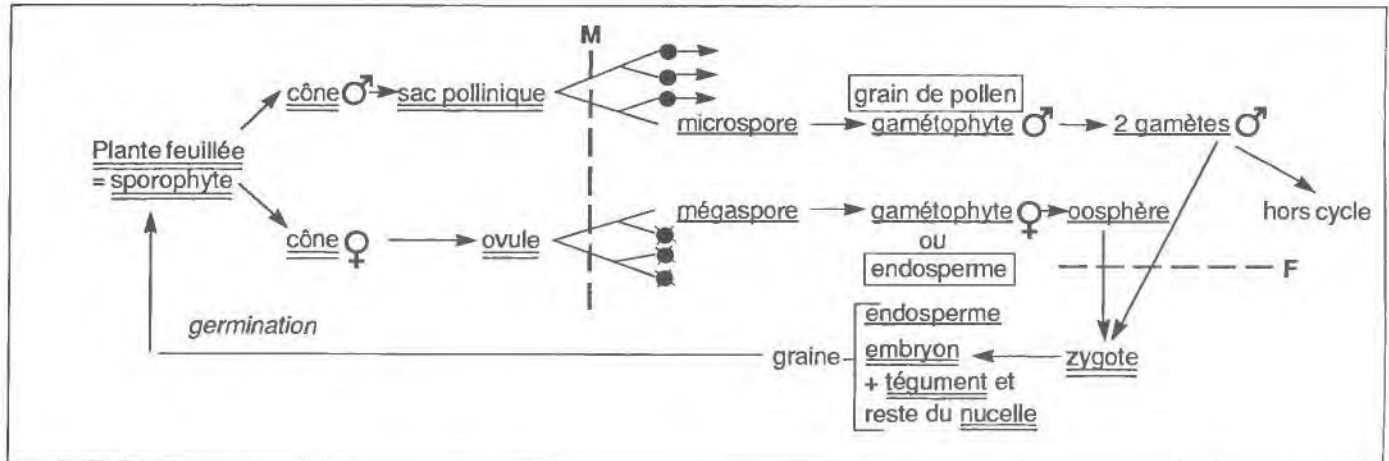


Figure 14.13

Cônes femelles de trois âges différents présents simultanément sur un Pin au printemps: (a) jeune cône de l'année, (b) cône d'un an, (c) cône de deux ans.

guide d'étude

Définir ou décrire

14.1 cône ou strobile

14.2 microsporophylle

gamétophyte mâle ou prothalle mâle
anthéridie

14.3 macrosporophylle

endosperme
archégone
oosphère
tube pollinique
siphonogamie

Vectrices
chambre pollinique
zoïdogamie
Natrices

14.4 suspenseur
proembryon
faux fruit

Quelques questions

Quelles sont les caractéristiques générales de la reproduction chez les Gymnospermes?

Quelle est la structure de l'appareil reproducteur mâle chez les Gymnospermes?

Quelles sont les particularités du gamétophyte mâle des Gymnospermes par rapport à celles des Angiospermes?

Quelle est la structure de l'appareil reproducteur femelle chez les Gymnospermes?

Comment se forme l'oosphère chez les Gymnospermes?

Quelles sont les modalités de la pollinisation chez les Gymnospermes?

Expliquer pourquoi les formations reproductrices charnues de certaines Gymnospermes ne sont pas d'authentiques baies.

Comment se forment l'embryon et la graine chez les Gymnospermes?

Sur deux colonnes, dresser un tableau comparatif faisant ressortir les similitudes et les différences entre les organes et les phénomènes reproducteurs des Gymnospermes et des Angiospermes.

Rectifier les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Certaines Gymnospermes peuvent former des fruits.

Toutes les Gymnospermes sont soit polygames soit dioïques.

Toutes les Gymnospermes sont entomophiles.

Les sacs polliniques occupent une position différente par rapport à l'organe qui les porte chez les Gymnospermes et chez les Angiospermes.

Chez les Gymnospermes, l'ovule est toujours nu, unitégumenté et campylotrope.

Chez les Gymnospermes, l'ovule prêt à la fécondation contient un endosperme triploïde.

Alors que, en nature, le grain de pollen des Angiospermes ne peut germer que sur le style, celui des Gymnospermes germe directement sur l'ovule.

La durée de maturation des ovules et le délai entre la pollinisation et la fécondation sont très brefs chez les Gymnospermes.

La polyembryonie n'est pas rare chez les Gymnospermes.

L'embryon des Gymnospermes produit un nombre variable de cotylédons.

pour en savoir plus...

Sur la pollinisation des Coniférophytes

DUHOUX, E. (1983) La pollinisation des Conifères: le temps des nouveautés. *La Recherche*. 14 (147): 1140-1142.

4^e partie

histologie

CHAPITRE 15 LES CATÉGORIES DE TISSUS VÉGÉTAUX 187

- 15.1 Les catégories de tissus végétaux et leur origine 187
- 15.2 La différenciation des cellules végétales 189
- Guide d'étude 195

CHAPITRE 16 LES MÉRISTÈMES 199

- 16.1 Les méristèmes apicaux 199
- 16.2 Les méristèmes latéraux 200
- Guide d'étude 202

CHAPITRE 17 LES TISSUS FONDAMENTAUX 203

- 17.1 Les parenchymes 203
- 17.2 Le collenchyme 205
- 17.3 Le sclérenchyme 207
- Guide d'étude 209

CHAPITRE 18 LES TISSUS CONDUCTEURS 213

- 18.1 Le xylème ou bois 213
- 18.2 Le phloème ou liber 219
- Guide d'étude 223

CHAPITRE 19 LES TISSUS DE REVÊTEMENT 227

- 19.1 L'épiderme 227
- 19.2 Le revêtement racinaire 232
- 19.3 Le liège 233
- Guide d'étude 234

CHAPITRE 20 L'APPAREIL SÉCRÉTEUR OU EXCRÉTEUR 237

- 20.1 Les cellules sécrétrices 237
 - 20.2 Les laticifères 238
 - 20.3 Poches sécrétrices et canaux sécréteurs 239
 - 20.4 Les tanifères 240
 - 20.5 Produits végétaux et économie 241
 - Guide d'étude 241
-

les catégories de tissus végétaux

L'*histologie* étudie la structure des différents types de tissus et de leurs cellules.

En biologie végétale, un tissu est un ensemble continu de cellules d'origine commune, possédant une même organisation et remplissant une même fonction.

Cette définition n'est valable que pour les végétaux supérieurs. En effet, les Thallophytes ne possèdent pas de vrais tissus. Les structures massives de certaines d'entre elles consistent en **plectenchyme**, formation résultant de la concrescence et de l'enchevêtrement de filaments (**hyphes**) croissant par leur extrémité et ne se cloisonnant pas ou ne formant que des cloisons transversales.

Les tissus composés d'un seul type de cellules sont des *tissus homogènes* ou *simples*. Dans certains cas, les tissus peuvent être constitués de plusieurs types cellulaires: ils sont dits *hétérogènes* ou *complexes*. Dans ce cas, certains auteurs préfèrent employer le terme "*région*" ou encore "*appareil*".

15.1 Les catégories de tissus végétaux et leur origine

Les différents tissus végétaux proviennent tous d'un type unique de tissu, le **tissu méristématique** (figure 15.1). Ils se forment par des cloisonnements répétés dans toutes les directions ou de façon bien déterminée dans des cas précis. Les cellules des tissus resteront plus ou moins étroitement unies entre elles.

Les cellules évoluent selon les tissus dont elles feront partie et selon le rôle qu'elles auront à jouer dans la plante; elles subissent une **différenciation** caractéristique. Celle-ci comporte deux phénomènes essentiels:

- l'**élongation** cellulaire; résultant de l'accroissement de volume des vacuoles, ce phénomène est plus ou moins important selon les tissus (figures 15.10 et 15.11);
- la **transformation** de certains constituants du protoplasme et de la paroi qui rendent les cellules aptes à remplir des *fonctions précises* dans la plante.

Tant que les cellules restent vivantes, la différenciation est réversible. Lors de la **dédifférenciation**, les tissus redeviennent méristématiques: le cytoplasme s'accroît, les vacuoles réduisent leur volume et les mitoses reprennent.

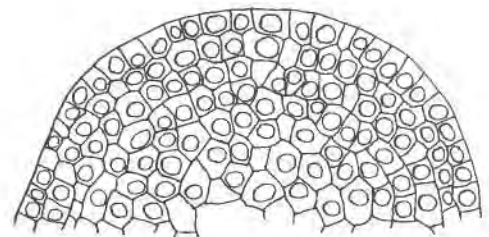


Figure 15.1
Tissu méristématique d'un apex de tige de Coléus.

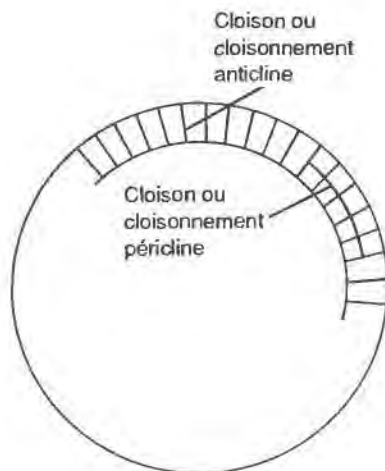


Figure 15.2
Orientation des cloisons et des cloisonnements cellulaires dans un organe.

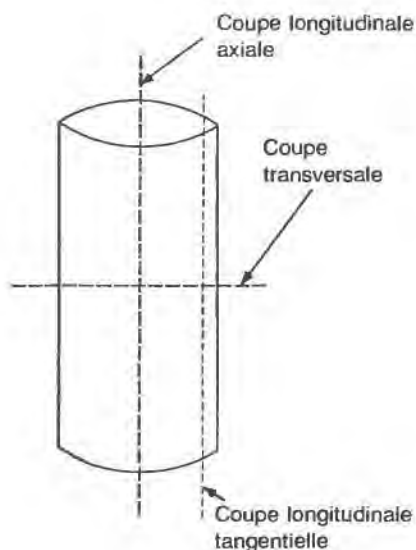


Figure 15.3
Orientation des coupes utilisées pour l'étude d'un organe.

Dans les coupes d'organes, les tissus peuvent être identifiés par leurs caractères distincts ou leur disposition relative.

Une **cloison** ou un **cloisonnement** est (figure 15.2):

- **péricline** lorsqu'elle est parallèle à la surface de l'organe;
- **anticline** lorsqu'elle est perpendiculaire à cette dernière;
- **oblique** dans les autres cas.

Une **coupe** à travers un organe ou une **cloison** (figure 15.3) est:

- **longitudinale**, lorsqu'elle est parallèle au grand axe de cet organe;
- **longitudinale axiale** si, de plus, elle passe par le milieu de l'organe;
- **tangentielle** si, tout en étant longitudinale, elle est effectuée à la périphérie de l'organe;
- **transversale**, lorsqu'elle est réalisée perpendiculairement au grand axe de l'organe.

Les tissus peuvent être classés en quatre grands groupes d'après leur rôle et leur place dans la plante.

Les **tissus d'accroissement** sont constitués de deux types de méristèmes (figure 16.1):

- les **méristèmes apicaux**, situés au sommet des tiges et des racines,
- les **méristèmes latéraux**, disposés latéralement, en forme de cylindre ou de cône tronqué.

Les premiers assurent la production des **formations primaires**, les seconds, celle des **formations secondaires**.

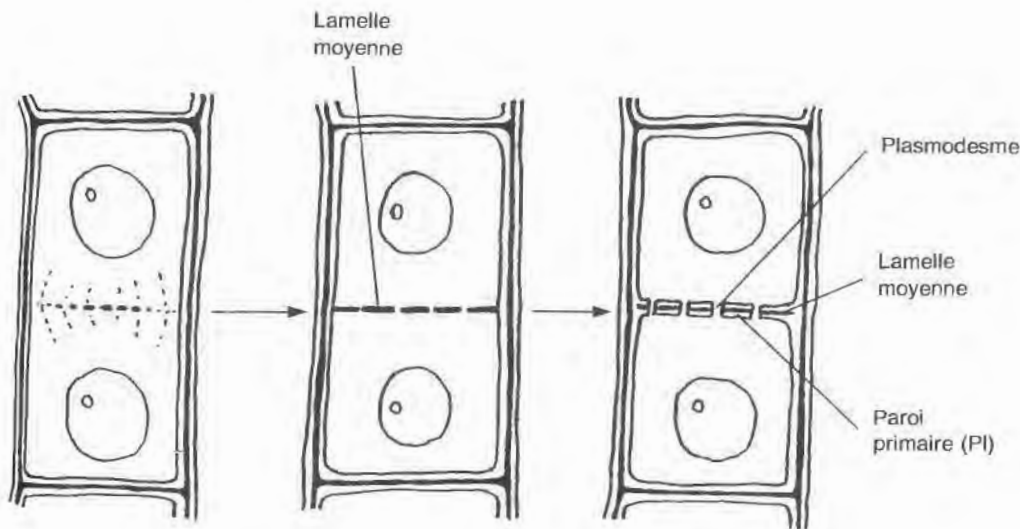
Les **tissus de revêtement** ou de **protection** comprennent des formations d'origine primaire et d'origine secondaire qui peuvent différer d'un organe à l'autre et des parties jeunes aux parties âgées.

Le **système vasculaire** est principalement constitué de **tissus conducteurs**: le **bois** et le **liber**. Le **bois** sert au transport de la **sève minérale** absorbée par les racines, sève nommée également **brute** ou **ascendante**; le **liber** transporte la **sève élaborée** ou **organique**, appelée aussi **sève descendante**; cette sève contient les produits de la photosynthèse qu'elle dirige vers toutes les parties de la plante en activité.

Le **système des tissus fondamentaux** comprend plusieurs tissus qui remplissent les espaces entre les tissus du système vasculaire et de revêtement et y jouent des rôles précis.

- Le **parenchyme assimilateur** et le **parenchyme de réserve** ont un rôle alimentaire.
- Le **collenchyme** et le **sclérenchyme** sont des **tissus de soutien** dont les caractéristiques de la paroi confèrent de la rigidité à la plante.

Un cinquième groupe de tissus, les **tissus sécréteurs**, manque chez beaucoup d'espèces. De telles formations accumulent certains produits du métabolisme dont le rôle est souvent indéterminé mais dont l'intérêt pratique et économique est parfois important (essences, résines, latex). Elles peuvent se rencontrer dans le système de revêtement, les tissus conducteurs et les tissus fondamentaux.



Ces différents tissus seront étudiés aux chapitres 16 à 20; leurs caractères principaux figurent dans le tableau 15.1.

Les particularités de certaines cellules sont utilisées dans des analyses variées: dépistage de diverses falsifications ou fraudes, contrôle de produits alimentaires et pharmaceutiques ainsi que de drogues.

15.2 La différenciation des cellules végétales

Dans un organisme, de nombreuses cellules sont adaptées à des fonctions particulières que leurs structures, plus ou moins profondément modifiées par rapport à leur état jeune, rendent aptes à remplir. La différenciation des cellules végétales concerne le *contenu* et la *paroi*.

La paroi cellulaire

À l'exception des gamètes mâles mobiles, toutes les cellules des Spermatophytes sont entourées d'une **paroi squelettique** sécrétée par le cytoplasme et se trouvant à l'extérieur de la **membrane plasmique**.

La paroi cellulaire est constituée de *plusieurs couches*.

La **lamelle moyenne** est commune à deux cellules contiguës. Elle est la première paroi formée à la fin de la mitose, à partir du phragmoplaste (voir chapitre 11.1) (figures 11.1 et 15.4). Constituée uniquement de *composés pectiques* normalement insolubles dans l'eau, elle assure la *cohésion entre les cellules*. Ces composés pectiques peuvent être hydrolysés en pectines hydrosolubles par des pectinases (enzymes sécrétées par les cellules). Cette hydrolyse entraîne la dissociation des tissus si bien que les cellules, entourées de leur paroi cellulosique, baignent alors dans une sorte de gelée (pulpe de fruits mûrs, comme dans les tomates, figure 15.5).

Figure 15.4
Formation de la lamelle moyenne à partir du phragmoplaste.



Figure 15.5
Cellules dissociées d'une tomate après gélification de la lamelle moyenne.

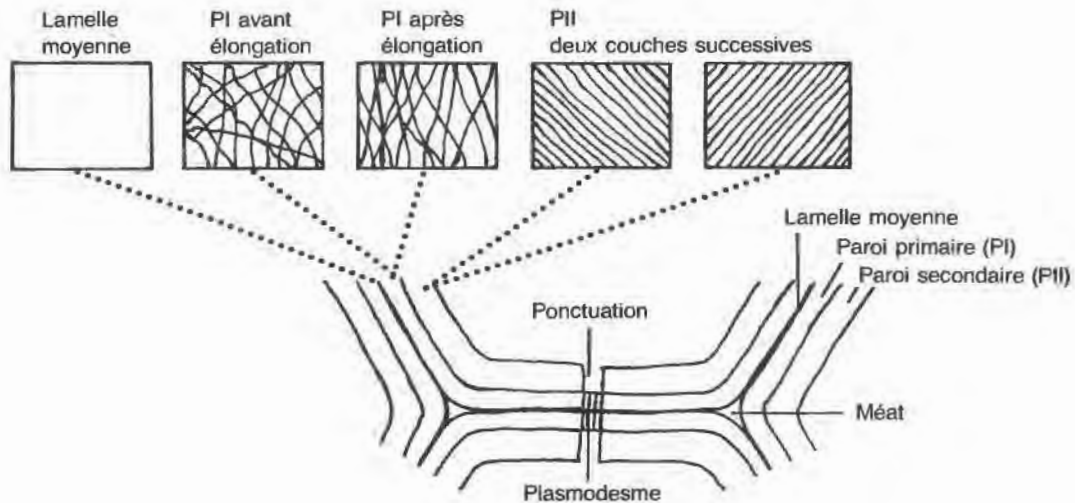


Figure 15.6

Schéma de l'arrangement des fibrilles de cellulose dans les différentes couches de la paroi cellulaire, localisation de ces structures dans un schéma de la paroi cellulaire commune à deux cellules contiguës, détail d'une ponctuation avec des plasmodesmes et présence d'un méat, (PI, paroi primaire; PII, paroi secondaire).

La **paroi primaire**, constituée de cellulose, d'hémicelluloses et de composés pectiques, se dépose de part et d'autre de la lamelle moyenne (figure 15.4). Les microfibrilles de cellulose (environ 20 nm de diamètre; $1\text{nm} = 10^{-9}\text{m}$) y sont entrelacées, formant une sorte de réseau lâche dont les mailles contiennent la matrice amorphe de substances pectiques (figure 15.6).

Cette paroi est capable de croître en longueur et en épaisseur, respectivement par l'étirement du réseau des microfibrilles (phénomène d'**élongation**) et la synthèse par la cellule de nouveaux constituants qui provoquent son épaissement.

Première paroi formée après la lamelle moyenne, la paroi primaire est la seule qui existe dans les cellules indifférenciées et en croissance.

La **paroi secondaire** s'applique contre la paroi primaire, du côté de la cavité cellulaire. Rigide et d'épaisseur variable selon les tissus, elle ne se dépose qu'après l'achèvement de l'*élongation cellulaire*.

Les microfibrilles de cellulose qui la constituent sont très rapprochées et déposées régulièrement en *strates successives* dont le sens d'enroulement en hélice varie brusquement d'une couche à la suivante, présentant une texture parallèle et croisée (figure 15.6).

La paroi secondaire peut s'épaissir mais elle est *incapable d'étirement ou d'élongation*. Elle n'existe que dans les tissus âgés; toutefois, sa présence n'est pas générale.

Modifications de la paroi cellulaire

La paroi cellulaire peut subir diverses modifications plus ou moins profondes.

Elle peut subir des *transformations chimiques* telles que:

- la *gélification* et la formation de **gommes** ou de **mucilages** résultant de la solubilisation plus ou moins avancée de la lamelle moyenne (figure 15.5) ou de l'hypersécrétion de substances pectiques qui se gélifient ;
- la formation d'**hémicelluloses**.

La paroi peut être *minéralisée* par incrustation de silice (SiO_2) dans l'épiderme des Poacées et de certaines Cypéracées, d'oxalate ou de carbonate de calcium. Celui-ci concourt également à la formation de concrétions particulières, les **cystolithes** (figure 15.7), à l'intérieur de certaines cellules épidermiques.

Certains organes peuvent être rendus *imperméables* par:

- la **subérisation** ou la **subérification**, c'est-à-dire l'imprégnation des parois cellulaires par de la **subérine**;
 - le dépôt de **cutine** et parfois de **cires** à la surface des épidermes.
- Toutes ces substances sont de nature lipidique.

La paroi peut être *lignifiée* par imprégnation plus ou moins complète des espaces interfibrillaires des parois d'éléments conducteurs du bois ou d'éléments de soutien par de la **lignine** (haut polymère de composés cycliques).

L'*imperméabilisation de toutes les parois* d'une cellule entraîne la mort du contenu cellulaire. Le **lumen**, c'est-à-dire l'espace cellulaire délimité par la paroi, se vide progressivement de son contenu dont persistent parfois quelques inclusions.

Communications et possibilités d'échanges cellulaires

La structure de la paroi cellulaire permet des échanges entre les cellules voisines grâce aux **plasmodesmes**, canaux de très faible diamètre qui traversent cette paroi au niveau de la lamelle moyenne et de la paroi primaire (figures 15.6 et 15.9). Répartis sur toute la paroi ou localisés au niveau des **ponctuations** (figure 15.8), les plasmodesmes assurent une continuité cytoplasmique entre les cellules. Les ponctuations résultent de l'*absence de dépôts secondaires* sur certaines régions de la paroi primaire. Dans des cellules voisines, les ponctuations se retrouvent par paires, l'une vis-à-vis de l'autre, de part et d'autre de la paroi. Une ponctuation est très étroite et profonde, est un **canalicule** (figure 17.13).

Les espaces intercellulaires

En raison de la pression exercée sur les parois par le développement des vacuoles (figure 15.10), les cellules en voie de différenciation tendent à s'arrondir et des espaces intercellulaires ou **méats** plus ou moins développés apparaissent ainsi à leurs angles (figure 15.6). Lorsque ces espaces sont limités par plus de quatre cellules, ils sont appelés **lacunes**.

Le contenu cellulaire

Tous les organites peuvent subir des modifications au cours de la différenciation. Ainsi, leur importance est en relation directe avec le métabolisme particulier des différents types cellulaires. Les modifications les plus apparentes en histologie concernent l'*accumulation de composés particuliers au niveau des vacuoles et des plastes*.

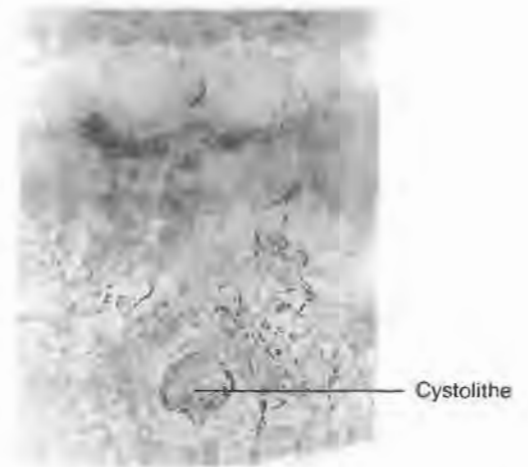


Figure 15.7
Cystolithe dans une coupe transversale de feuille de Figuier.

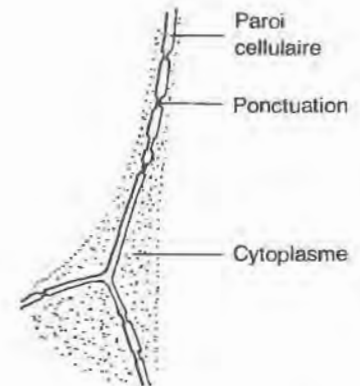


Figure 15.8
Ponctuations dans la paroi de l'épiderme d'un bulbe d'Oignon.

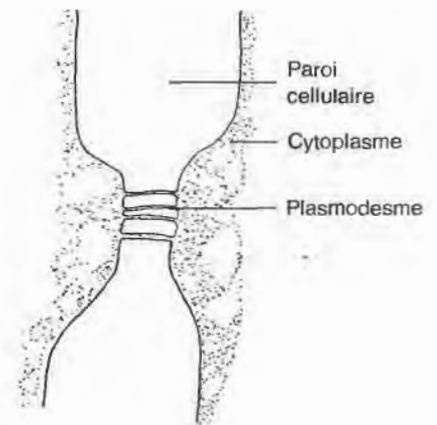


Figure 15.9
Fragment de paroi cellulaire de moelle de Tabac: ponctuation renfermant plusieurs plasmodesmes et observée à très fort grossissement (microscope électronique).

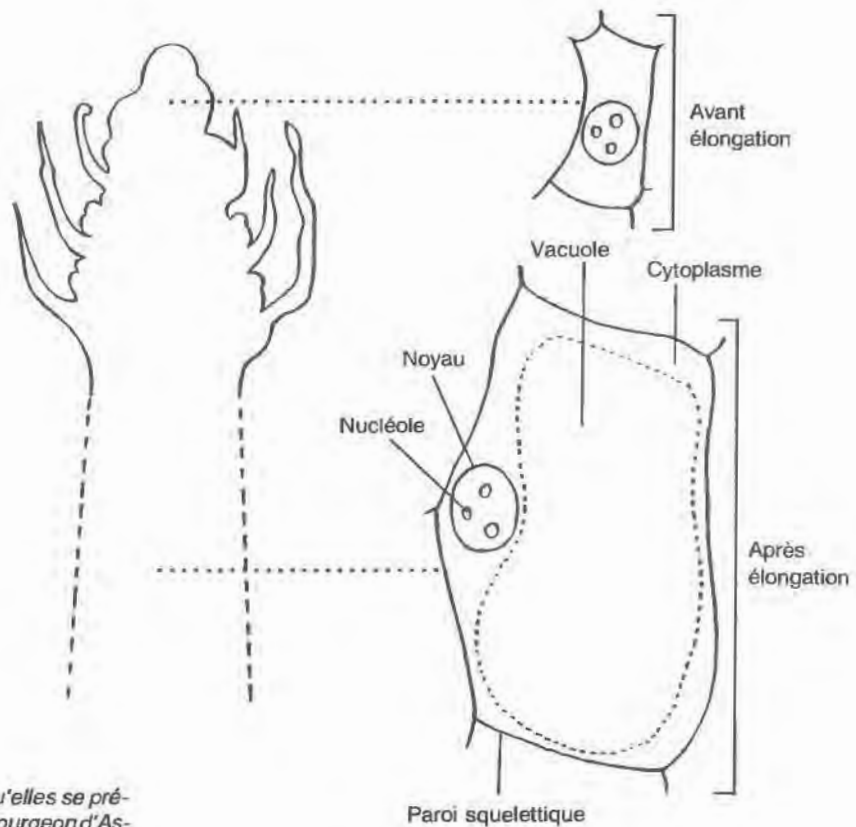


Figure 15.10
Cellules avant et après élongation, telles qu'elles se présentent à deux niveaux différents dans un bourgeon d'Asperge.

Les vacuoles

La plus grande partie de la cellule végétale complètement différenciée, est souvent occupée par une *grande vacuole centrale*. Celle-ci réduit généralement le cytoplasme à une mince couche pariétale (figure 15.10). Cette vacuole provient du gonflement et de la confluence de nombreuses petites vacuoles à peine visibles dans la cellule méristématique (figure 15.11). La contribution de ce phénomène à l'*élongation cellulaire* et à l'allongement des organes dont elle constitue l'élément moteur est bien démontrée.

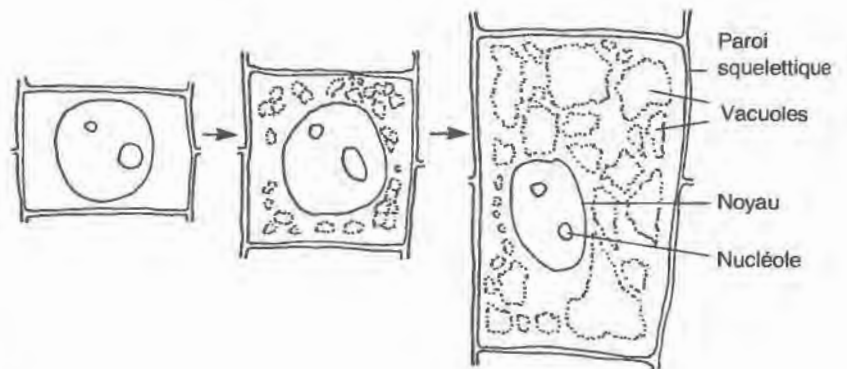


Figure 15.11
L'élongation cellulaire est surtout le résultat du gonflement des vacuoles qui confluent entre elles.

En solution aqueuse ou à l'état figuré, le suc vacuolaire peut contenir diverses substances.

Des **sels minéraux** y sont présents en grand nombre. Certains sont très peu solubles, tel l'**oxalate de calcium** dont les cristaux prennent des formes variées et caractéristiques (figure 15.12):

- gros cristaux isolés;
- **macles**, masses en oursin ou en étoile;
- **raphides**, faisceaux de cristaux allongés, prismatiques;
- **sable cristallin**, amas de petits cristaux donnant un aspect grisâtre et opaque à la cellule.

Très variées chez les végétaux, les **substances organiques** peuvent être des acides organiques, des glucides (par exemple l'inuline chez les Astéracées), des **tanins**, des acides aminés, des **alcaloïdes** (morphine, caféine, digitaline, nicotine, colchicine, etc.). Ces alcaloïdes sont des substances azotées, basiques et généralement dotées d'une action physiologique puissante sur les mammifères.

Des **pigments** comme les **anthocyanes**, bleues ou rouges, sont présentes par exemple dans le Chou rouge (*Brassica oleracea* cv. *Capitata*) et dans la Betterave rouge potagère (*Beta vulgaris* cv. *Conditiva*). Un composé oxyflavonique de couleur jaune peut également être observé.

Des **matières de réserve**, notamment les réserves protéiques, se déshydratent sous forme de **grains d'aleurone**, ou vacuoles solides (figure 15.13), localisés dans la couche à aleurone (voir chapitre 13) de graines mûres fortement déshydratées.

Les plastes

Suivant les types de cellules qui les renferment, les plastes peuvent accumuler diverses substances.

La **chlorophylle** formée dans les **chloroplastes** donne lieu également à l'accumulation de petits grains d'amidon grâce à la photosynthèse.

Les **pigments** jaunes, rouges ou oranges (xanthophylle et pigments caroténoïdes) dans les **chromoplastes**, donnent leur coloration caractéristique à des fleurs, des fruits ou même des racines comme celles de la Carotte (*Daucus carota*); les chromoplastes peuvent provenir de la transformation des chloroplastes et même d'amyloplast.

L'**amidon** se forme dans les **amyloplast** abondants dans les parenchymes de réserve (par exemple dans le tubercule de la Pomme de terre, *Solanum tuberosum*). La forme des grains d'amidon est très variable mais constante chez une même espèce végétale (figure 15.14). Tous les grains d'amidon possèdent, autour d'un point central nommé **hile**, des couches concentriques alternativement sombres et claires (figure 15.15); ces différences d'aspect sont dues à des variations du niveau d'hydratation des couches.

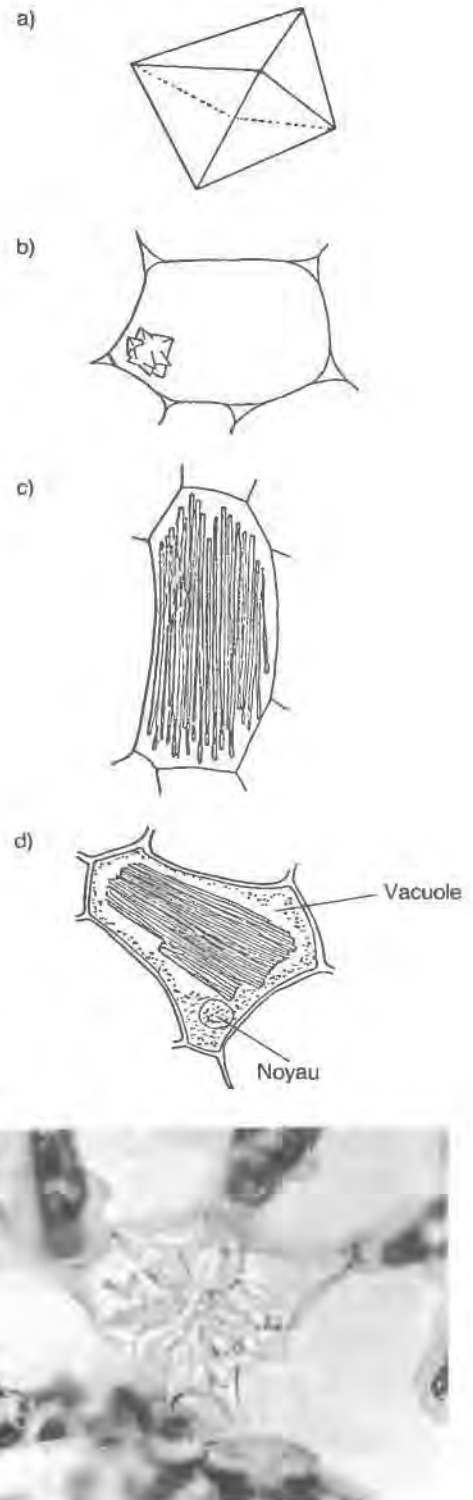


Figure 15.12
Cellules cristalligènes: (a) cristal d'oxalate de calcium et (b) macle provenant de cellules de la moelle d'une jeune tige de Bégonia; (c) cellule à raphides de feuille de Crinum; (d) raphides de la moelle de Dieffenbachia; (e) macle dans une cellule de feuille de Laurier-rose.

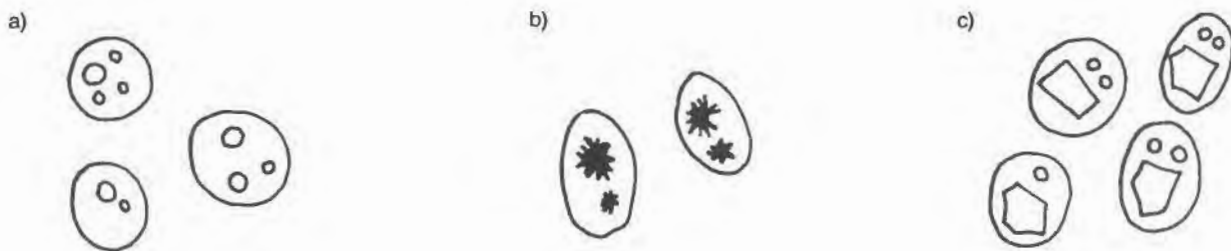


Figure 15.13

Exemples de grains d'aleurone: (a) de Poacées, (b) d'Atriplicées, (c) de Courge (Cucurbitacées) ou de Ricin (Euphorbiacées).

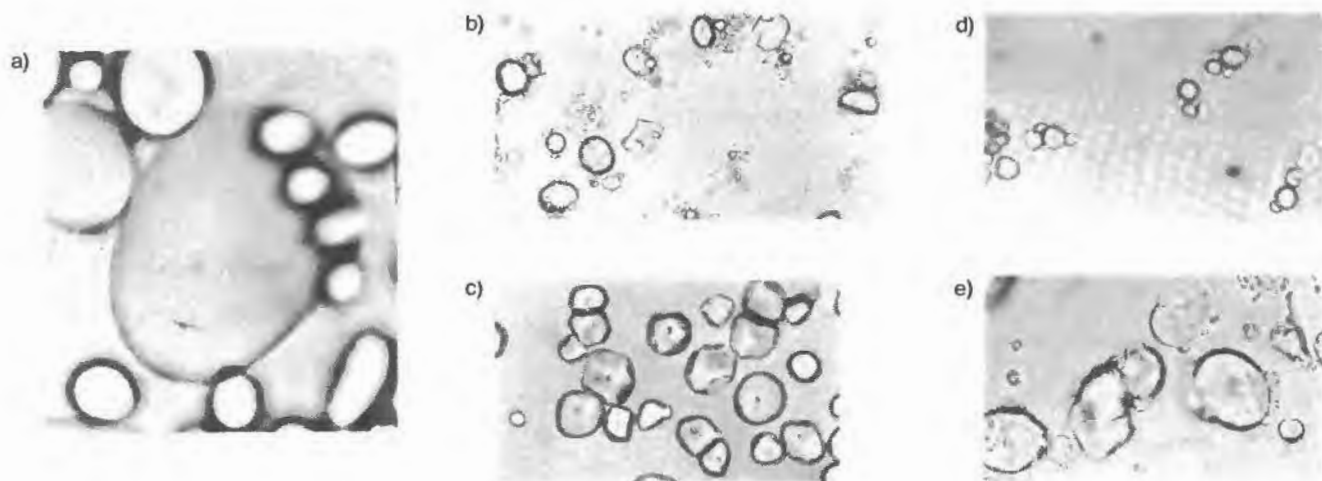


Figure 15.14

Grains d'amidon: (a) de Pomme de terre, (b) de Seigle, (c) de Maïs, (d) de Sarrasin et (e) de Blé, photographiés au même grossissement.

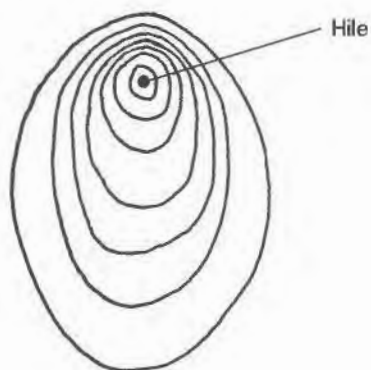


Figure 15.15

Structure du grain d'amidon de Pomme de terre.

guide d'étude

Définir ou décrire

tissu
tissu homogène ou simple
tissu hétérogène ou complexe

- 15.1 tissu méristématique
différenciation cellulaire
élongation
dédiérenciation cellulaire
coupe longitudinale
coupe longitudinale axiale
coupe tangentielle
coupe transversale
cloison péricline
cloison anticline
cloison oblique
tissu d'accroissement
méristème apical
méristème latéral
formation ou tissu primaire
formation ou tissu secondaire
tissu de revêtement ou de protection
système vasculaire
tissu conducteur
bois
liber
système des tissus fondamentaux
parenchyme assimilateur
parenchyme de réserve
collenchyme
sclérenchyme
tissu de soutien
tissu sécréteur

- 15.2 paroi squelettique
membrane plasmique
lamelle moyenne
composé pectique
pectine hydrosoluble
pectinase
gomme
mucilage
paroi primaire
cellulose
hémicellulose
élongation cellulaire
paroi secondaire
cystolithe

subérisation
subérification
subérine
cutine
cire
lignine
lumen cellulaire
plasmodesme
ponctuation
canalicule
méat
lacune
vacuole
oxalate de calcium
carbonate de calcium
macle
raphide
sable cristallin
acide organique
glucide
inuline
tanin
acide aminé
alcaloïde
anthocyane
composé oxyflavonique
grain d'aleurone
chloroplaste
chromoplaste
xanthophylle
pigment caroténoïde
amyloplaste
amidon
hile

Quelques questions

Quelles sont les caractéristiques d'un tissu végétal?

Comment est structurée la paroi des cellules végétales?

Quelles modifications la paroi secondaire peut-elle subir?

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Dans les fruits charnus, telle la tomate, les cellules des tissus baignent dans une gelée provenant de l'hydrolyse de composés pectiques insolubles qui assurent normalement la cohésion entre les cellules.

La paroi primaire composée de cellulose, d'hémicelluloses et de composés pectiques se dépose de part et d'autre de la lamelle moyenne.

La paroi primaire empêche l'élongation cellulaire.

La paroi secondaire ne se dépose qu'au moment où la croissance cellulaire est achevée.

La paroi secondaire est formée de fibrilles de cellulose disposées en strates successives en hélice autour de la cellule, le sens de cette hélice changeant d'une strate à l'autre.

Le dépôt de paroi secondaire ne recouvre pas la surface des plasmodesmes ou les plages occupées par ceux-ci.

La paroi secondaire se dépose entre la paroi primaire et la lamelle moyenne

Les raphides sont des cellules scléreuses ramifiées.

Les particularités de certaines cellules sont utilisées dans diverses expertises.

Tableau 15.1
Les tissus et leurs caractéristiques

TISSUS	PAROI	NATURE	CONTENU CELLULAIRE	RÔLE et LOCALISATION
Méristème - apical - latéral (2 types)	mince mince	cellulosique cellulosique	noyau central (RNP élevé), peu de vacuoles noyau latéral (RNP bas), cytoplasme pariétal	allongement des organes épaississement des organes
Parenchymes	mince	cellulosique	noyau latéral, cytoplasme pariétal, vacuole centrale chloroplastes amyloplast	tissu fondamental - assimilateur - de réserve
Collenchyme	épaisse nacrée	cellulosique	noyau latéral, cytoplasme pariétal, vacuole centrale chloroplastes amyloplast	tissu superficiel soutien des jeunes organes
Sclérenchyme	épaisse ponctuations parfois ramifiées	lignifiée parfois cellulosique	cellules mortes	tissu plus profond soutien
Fibres	épaisse parfois des ponctuations	lignifiée parfois cellulosique	cellules mortes, parfois vivantes (pseudofibres)	soutien entrent dans la constitution du xylème et du phloème
Xylème - trachéides - trachées	mince avec des épaississements épaisse	épaississements lignifiés (plusieurs types) (plusieurs types)	cellules mortes = vaisseaux imparfaits: pas de communication directe entre les cellules = vaisseaux parfaits: communication complète entre les cellules	conduction sève minérale
Phloème - tubes criblés - cell. compagnes	mince cribles	cellulosique	pas de noyau, corps muqueux, vacuoles cytoplasme dense, un noyau	conduction sève élaborée
Épiderme	mince paroi externe ± épaisse	cellulosique cutinisée	cellules vivantes, jamais de chloroplastes	protection
Suber Phelloderme	± mince mince	subérifiée cellulosique	cellules mortes cellules vivantes (type parenchyme)	protection assimilation

les méristèmes

Les **méristèmes apicaux** et les **méristèmes latéraux** (figure 16.1) sont constitués de cellules jeunes, non différenciées et subissant des divisions fréquentes.

16.1 Les méristèmes apicaux

Situés à l'apex des tiges et des racines, les méristèmes apicaux assurent la production de tous les organes de la plante (racine, tige, feuilles, fleurs, fruits et graines) ainsi que celle de tous les **tissus primaires** de ces organes. Par leurs divisions et par l'élongation des cellules ainsi produites, ils assurent la croissance en longueur des tiges et des racines.

Ces méristèmes sont formés d'un nombre plus ou moins élevé de cellules où l'activité mitotique est intense et où la multiplication cellulaire suit souvent des règles bien déterminées. Leurs cellules sont très petites et isodiamétriques; le noyau, qui occupe une position centrale, est relativement volumineux (figure 16.2); les vacuoles sont très petites et le cytoplasme est très pauvre en substances paraplasmatiques.

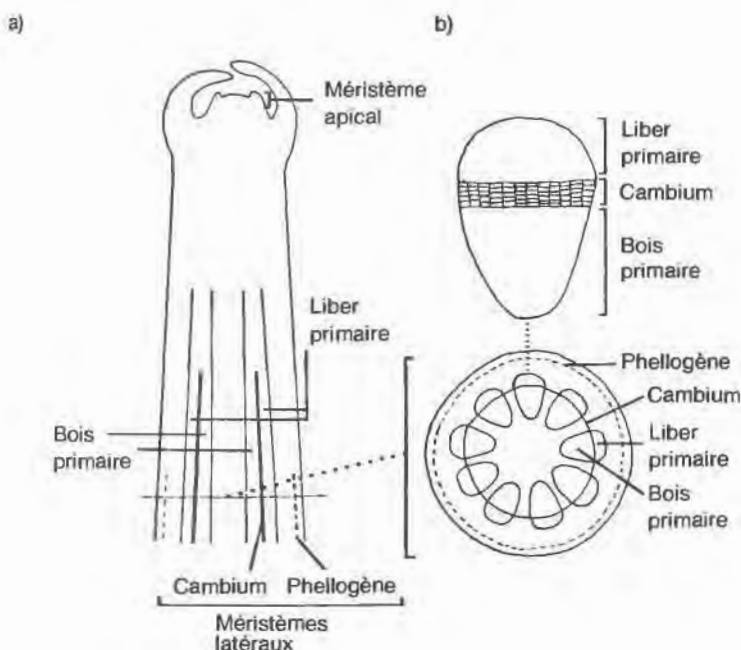


Figure 16.1
(a) Coupe longitudinale et (b) coupe transversale de tige y situant les méristèmes apical et latéraux.

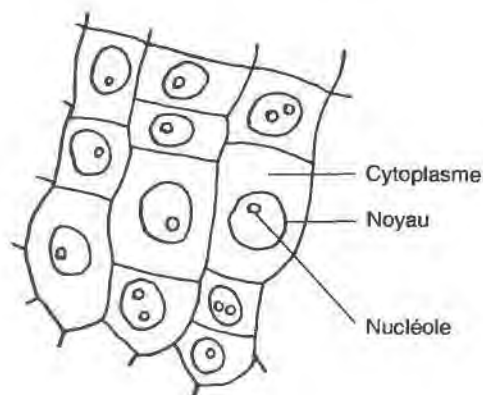


Figure 16.2
Structure de quelques cellules de méristème apical de racine.

C'est dans les méristèmes apicaux que se rencontre le *rapport nucléoplasmique le plus élevé*. Ce rapport s'exprime comme suit :

$$\text{volume du noyau} / \text{volume du cytoplasme}.$$

Le volume du cytoplasme est égal au volume de la cellule moins celui du noyau.

16.2 Méristèmes latéraux

Les méristèmes latéraux ne se rencontrent actuellement que chez les Gymnospermes et les Dicotylédones. Ils font défaut chez les plantes herbacées ou n'y fonctionnent que pendant un temps très limité. Ils sont absents chez la plupart des Monocotylédones.

Caractéristiques cytologiques

Les méristèmes latéraux sont constitués d'*assises génératrices annulaires* de cellules gardant leur faculté de se diviser rapidement. Ces cellules diffèrent de celles des méristèmes apicaux par la forme, le contenu cellulaire et le rapport nucléoplasmique (figure 16.2). Les cellules des méristèmes latéraux sont des *parallélépipèdes allongés* dans le sens du grand axe de l'organe et aplatis radialement ; Leur *cytoplasme peu abondant* contient habituellement une *grande vacuole centrale unique* dont le contenu est peu concentré. Le *noyau occupe une position latérale*.

Le *rapport nucléoplasmique* est beaucoup plus petit que dans les méristèmes apicaux.

Rôle

Les méristèmes latéraux assurent l'*accroissement en épaisseur* des organes (tiges, rameaux et racines), deuxième étape dans la croissance des plantes. Ils fournissent un *apport d'origine secondaire en tissus vasculaires et en tissus protecteurs*. C'est pourquoi les tissus qui en sont issus sont dits **secondaires**, par opposition aux tissus provenant des *méristèmes apicaux* (figure 16.1).

Types et localisation

Il existe deux types de méristèmes latéraux correspondant aux assises suivantes (figure 16.1) :

- l'assise génératrice **libéro-ligneuse** ou **cambium**,
- l'assise génératrice **subéro-phellodermique** ou **phellogène**.

Les méristèmes latéraux se distinguent d'après leurs produits.

Le *cambium* ou *assise génératrice libéro-ligneuse* est toujours situé entre le liber et le bois. Vers l'extérieur, il produit du *liber* et, vers l'intérieur, du *bois*.

Le *phellogène* ou *assise génératrice subéro-phellodermique* est situé dans la racine et/ou dans la tige. Il y occupe une position variable mais se trouve toujours à l'*extérieur du cambium*.

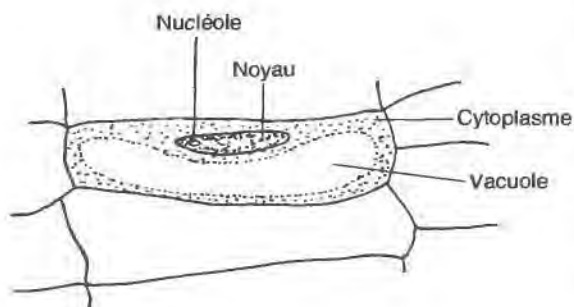


Figure 16.3
Structure d'une cellule de cambium.

Vers l'intérieur, le phellogène produit du **phelloderme**, un parenchyme secondaire, *assimilateur ou de réserve*. Quant aux cellules produites vers l'extérieur, elles subérifient leurs parois et se transforment en **liège** ou **suber**, tissu mort qui remplit un *rôle protecteur*. L'ensemble formé par le phelloderme, le phellogène et le suber constitue le **périderme**.

Fonctionnement

Par des *cloisonnements périclines successifs* se déroulant alternativement vers l'extérieur et vers l'intérieur, les cellules génératrices produisent des files radiales de cellules, les unes dirigées vers l'extérieur, les autres vers le centre de l'organe (figure 16.4). De temps en temps, les cellules génératrices subissent un *cloisonnement radial*, évitant ainsi un étirement tangentiel excessif imputable à l'épaississement de l'organe.

Au début, les cellules issues du cloisonnement des cellules génératrices sont toutes semblables et disposées en *files radiales*. Elles subissent ensuite, et parfois rapidement, une différenciation particulière et, finalement, elles constituent les tissus ou formations **secondaires**. La disposition des cellules en *files radiales* traduit souvent l'appartenance à une formation secondaire. Il est toutefois indispensable de s'assurer de la présence d'un méristème latéral.

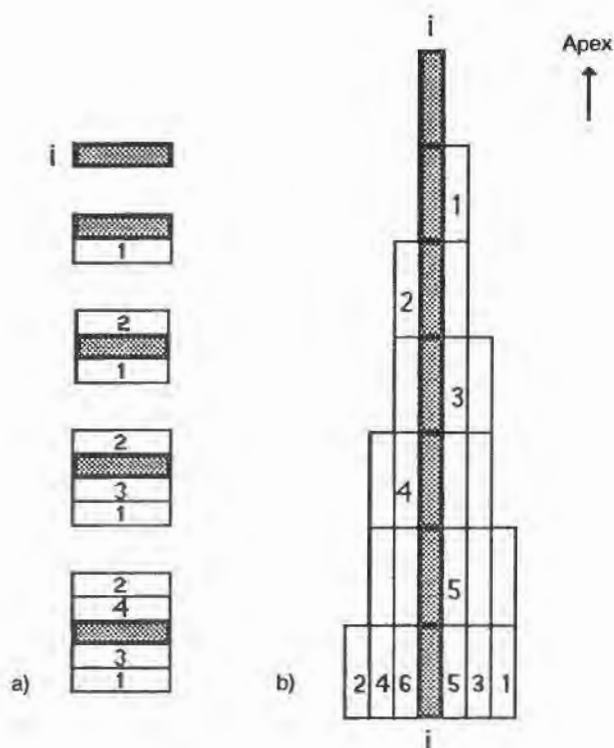


Figure 16.4
Mode de division du cambium observé (a) en coupe transversale et (b) en coupe longitudinale de l'organe; les chiffres indiquent l'ordre de production des cellules par l'initiale (i).

guide d'étude

Définir ou décrire

méristème apical
méristème latéral

16.1 tissu primaire

16.2 tissu secondaire
cambium ou assise génératrice libéro-ligneuse
phellogène ou assise subéro-phellodermique
phelloderme
liège ou suber
périderme

Quelques questions

Qu'est-ce que le rapport nucléoplasmique?

Dresser un tableau comparatif en deux colonnes de l'ensemble des caractères respectifs des deux types de méristèmes.

Comment fonctionnent les méristèmes latéraux?

Situer les méristèmes apicaux et les méristèmes latéraux dans les tiges et dans les racines.

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Les méristèmes apicaux assurent l'accroissement en épaisseur des organes.

Les méristèmes latéraux ne se rencontrent que chez les Gymnospermes et les Monocotylédones.

L'absence de cambium dans un organe exclut de celui-ci la présence de toute formation secondaire.

Dans le liège d'une tige possédant encore toutes ses structures primaires, les cellules les plus jeunes de ce tissu sont les plus proches de la surface de l'organe.

Les cellules les plus anciennes du phelloderme sont les plus proches du centre de la tige et des cellules les plus anciennes du phloème secondaire.

Les tissus fondamentaux

Les tissus fondamentaux comprennent tous les tissus différenciés autres que les tissus vasculaires, les tissus de revêtement et les tissus sécréteurs. Ce sont les **parenchymes** et les **tissus de soutien**.

Formant un vaste groupe de tissus, les *parenchymes* occupent une place importante dans les organes végétaux (feuilles, tiges, racines) et ils y remplissent des *fonctions essentielles* comme la photosynthèse et l'accumulation de réserves. Ils constituent le *principal tissu fondamental*.

Les *tissus de soutien* apportent de la rigidité aux *organes aériens* de la plante. Cette rigidité est également assurée par la **turgescence** (phénomène résultant du fait que les vacuoles sont sous pression) et par les éléments conducteurs lignifiés qui assurent principalement le transport de la sève brute ou minérale (voir chapitre 18).

Les éléments de soutien conditionnent également la *flexibilité* et l'*élasticité* de la tige.

Au nombre de deux, le **collenchyme** et le **sclérenchyme**, les tissus de soutien ont en commun une *paroi fortement épaissie*; toutefois,

- le *collenchyme* est constitué de *cellules vivantes à paroi primaire seulement*;
- le *sclérenchyme* ne comporte que des *cellules mortes à parois primaire et secondaire généralement lignifiées*.

Contrairement au sclérenchyme, les cellules du collenchyme et des parenchymes conservent la possibilité de se diviser.

17.1 Les parenchymes

Les parenchymes sont les tissus qui paraissent *les moins différenciés*. Ils peuvent facilement retrouver la propriété de se diviser grâce à la **dédifférenciation**, c'est-à-dire le retour à l'état méristématique.

Si les cellules parenchymateuses paraissent simples par leur structure, leur physiologie est toutefois complexe.



Figure 17.1

Parenchyme améatique d'une racine de Salsepareille: cellules polygonales et absence de méats.

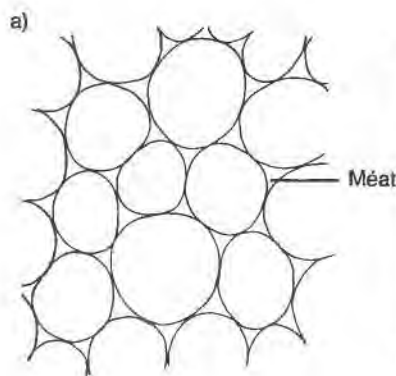


Figure 17.2

Parenchyme méatique: (a) d'une racine de Renoncule et (b) d'une racine de Salsepareille.

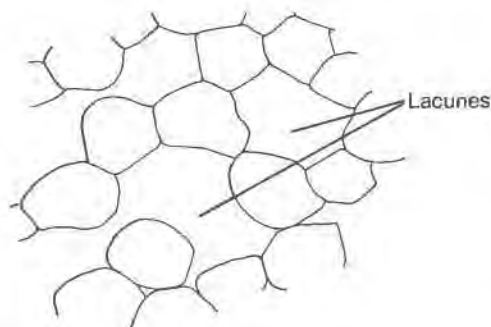


Figure 17.3

Parenchyme lacuneux dans une racine de Renoncule.

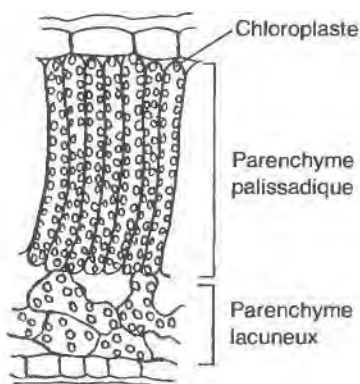


Figure 17.4

Deux types de parenchyme chlorophyllien ou chlorenchyme de la feuille d'Érable: ces parenchymes sont caractérisés par la présence de nombreux chloroplastes.

Caractéristiques cellulaires

La paroi cellulaire des parenchymes reste mince, pecto-cellulosique. Elle peut cependant parfois s'épaissir et même subir une légère lignification (parenchyme lignifié). Le contenu cellulaire est limité à une couche, souvent mince, de protoplasme pariétal entourant une grande vacuole.

Les cellules des parenchymes peuvent être *isodiamétriques* ou *allongées*.

Selon l'importance des méats, on peut distinguer:

- le **parenchyme améatique**, à cellules polygonales *sans méats* (figure 17.1),
- le **parenchyme méatique**, à cellules arrondies, laissant entre elles des *méats* (figure 17.2),
- le **parenchyme lacuneux**, contenant les lacunes bordées de cellules parfois ramifiées (figure 17.3).

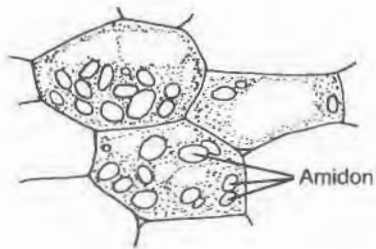
Localisation et rôle

Plusieurs types de parenchymes peuvent être distingués d'après les rôles qu'ils jouent dans la plante.

Les **parenchymes assimilateurs** sont des **parenchymes chlorophylliens** ou **chlorenchymes**. Localisés à la *périphérie des organes* aériens, ils possèdent de nombreux chloroplastes. Siège de la photosynthèse, ils élaborent des matériaux énergétiques ou destinés à la constitution des parois (figure 17.4).

Les **parenchymes de réserve** accumulent des substances énergétiques dans les *tissus plus profonds*. Ces substances, que la plante utilisera au moment approprié, sont de nature variée et peuvent s'accumuler dans des plastes (amidon) (figure 17.5), dans

a)



b)



c)



Figure 17.5

Parenchyme de réserve: (a) de racine tubéreuse de Ficaire, (b) de tubercule de Pomme de terre et (c) de tige de Dieffenbachia.

des vacuoles (oses et osides, protides), dans le cytoplasme pour les graisses et même dans les parois comme les hémicelluloses (mannanes et galactanes des albumens cornés de certaines graines; les arabanes et xylanes des parenchymes ligneux). Ces parenchymes de réserve se rencontrent dans certaines parties profondes des tiges aériennes, dans les organes souterrains et dans les graines. Les organes riches en réserves énergétiques sont les organes tubérisés (la Pomme de terre, *Solanum tuberosum*; la Betterave, *Beta vulgaris*; le Navet, *Brassica napus*) et les graines.

Des parenchymes particuliers, riches en chromoplastes qui accumulent des pigments, sont présents dans les pétales de nombreuses fleurs, dans de nombreux fruits (tomate, piments rouge et jaune) et dans la racine tubérisée de la Carotte (*Daucus carota*).

Les **parenchymes aquifères**, aux cellules de très grandes dimensions, possèdent une vacuole très développée, souvent mucilagineuse, dans laquelle s'accumule de l'eau (figure 23.23). Ces parenchymes sont fréquents dans les tiges ou les feuilles des plantes succulentes (plantes grasses). L'eau qu'ils contiennent est utilisée par la plante en période de disette hydrique.

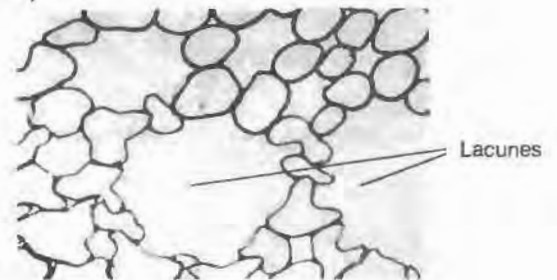
Les **aérenchymes** ou **parenchymes aérifères** sont fréquents dans les organes immergés des *hydrophytes*. Leurs cellules sont disposées en files délimitant des *lacunes* importantes qui constituent une *atmosphère interne* considérable en raison du faible volume cellulaire (figure 17.6). C'est un type particulier de parenchyme lacuneux qui contribue à la *flottaison*.

Le **phelloderme** est un type de parenchyme d'origine secondaire produit par le phellogène. Le cambium peut également produire des formations parenchymateuses.

17.2 Le collenchyme

Ce tissu est constitué de cellules plus ou moins allongées, aux extrémités anguleuses ou aiguës, parfois fusiformes (figure 17.10), à ponctuations simples et à parois *pecto-cellulosiques* caractérisées par l'alternance de couches riches en cellulose et en pectine, d'où une

a)



b)

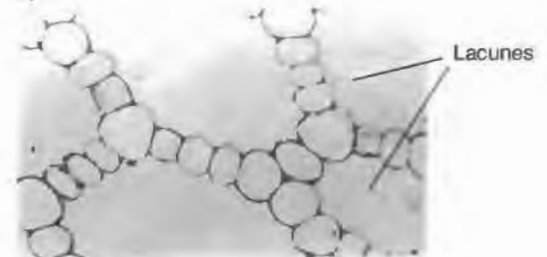


Figure 17.6

Parenchyme aérifère résultant de la disposition de cellules délimitant de grandes lacunes remplies d'air chez (a) l'Élodée et (b) le Potamogeton.

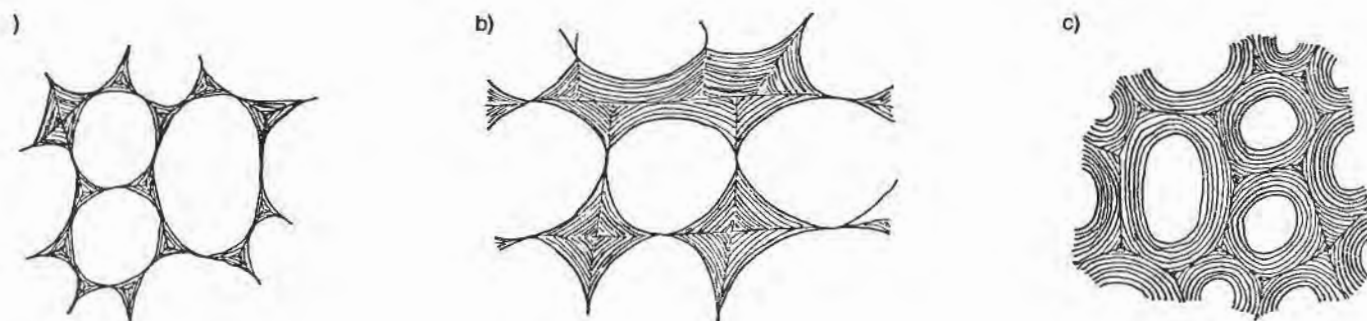


Figure 17.7

Types de collenchymes: (a) collenchyme angulaire, (b) collenchyme lamellaire et (c) collenchyme rond.

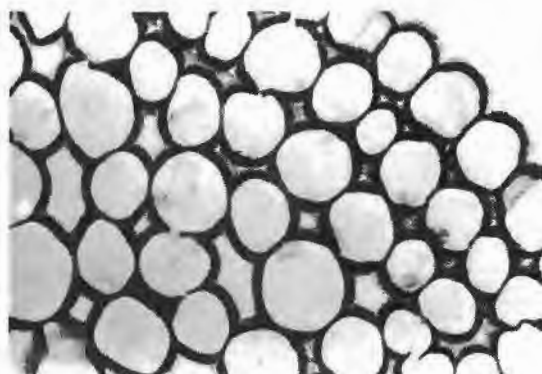


Figure 17.8

Collenchyme de tige de Pomme de terre coupée transversalement.

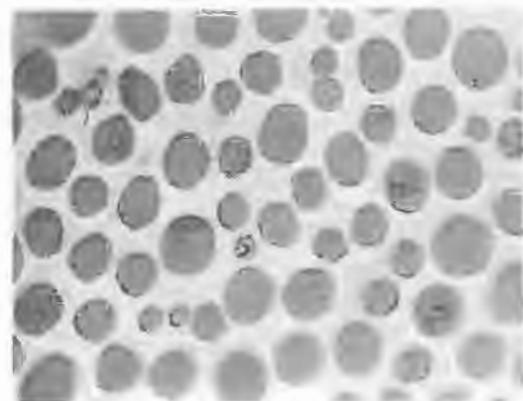
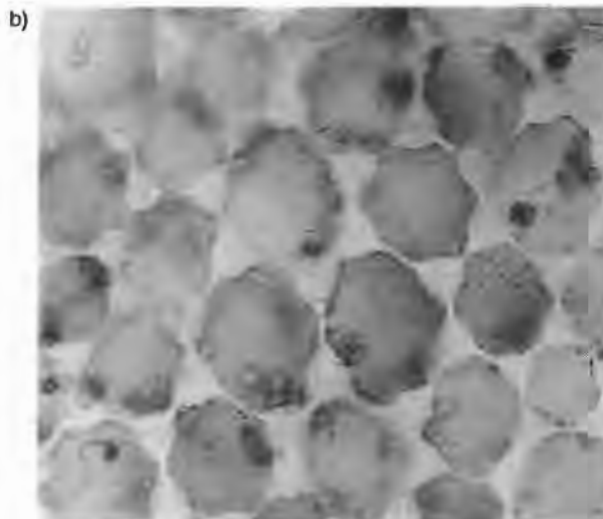


Figure 17.9

Coupe sur matériel frais de (a) collenchyme rond de pétiole de Céleri et (b) de collenchyme angulaire de tige de Dieffenbachia.



teneur élevée en eau. Ces caractéristiques donnent au collenchyme un aspect nacré sur le vivant. L'épaississement cellulosique confère aux parois du collenchyme une *résistance élevée aux forces de traction et de flexion*. Les organes possédant du collenchyme conservent donc *souplesse et élasticité*.

Les cellules y restent *vivantes*, avec un cytoplasme pariétal en fine pellicule appliquée contre la paroi et contenant le noyau et des plastes (chloroplastes et amyloplast) (figure 17.9). La vacuole, centrale et volumineuse, peut contenir diverses substances, des tanins par exemple.

Selon que l'épaississement intéresse une plus ou moins grande partie de la paroi, on distingue:

- le **collenchyme angulaire**, à épaississement localisé aux angles des cellules, chez *Solanum tuberosum* (la Pomme de terre) par exemple (figures 17.7, a et 17.8);
- le **collenchyme annulaire ou rond**, où le lumen des cellules de collenchyme angulaire s'arrondit par suite de l'épaississement ultérieur de la paroi, comme chez les Apiacées: *Daucus carota* (la Carotte), *Apium graveolens* (le Céleri) (figures 17.7, c et 17.9, a);

- le **collenchyme lacunaire**, à épaississement localisé aux bords des méats (figure 17.8);
- le **collenchyme lamellaire** dans lequel l'épaississement est limité aux deux parois tangentiels, c'est-à-dire externe et interne des cellules, à l'exclusion des parois radiales (figures 17.7, b et 17.8).

Le collenchyme *se différencie très tôt dans les organes en croissance*. Comme ce type cellulaire est capable de s'accroître tout en épaississant ses parois, son épaississement est de nature primaire.

Le collenchyme est généralement situé à la *périphérie des organes aériens* (figure 17.11), immédiatement sous les tissus de revêtement ou séparé de ceux-ci par quelques couches de cellules parenchymateuses. Tissu *transitoire ou permanent* selon les cas, il est *fréquent dans les tiges herbacées des Dicotylédones*, dans les cannelures saillantes des tiges d'Apiacées et les amas aux angles des tiges quadrangulaires des Lamiacées, comme chez *Coleus* et *Mentha* (la Menthe, figure 17.11, b). Le collenchyme est *fugace chez les arbres et les arbustes*. Il est *très rare chez les Monocotylédones* (*Dieffenbachia*, figure 17.9, b) et n'a été observé qu'exceptionnellement dans la racine.

Le collenchyme est un tissu exclusivement primaire. Dans certaines plantes âgées, il peut se transformer en sclérenchyme par la formation d'une paroi secondaire lignifiée.

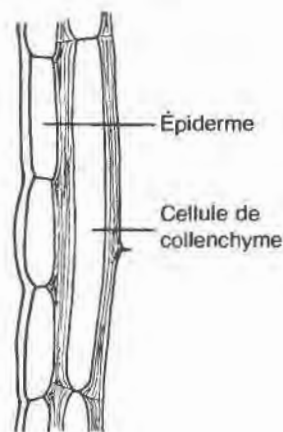


Figure 17.10
Coupe longitudinale dans une cellule de collenchyme sous-épidermique de tige de Tournesol.

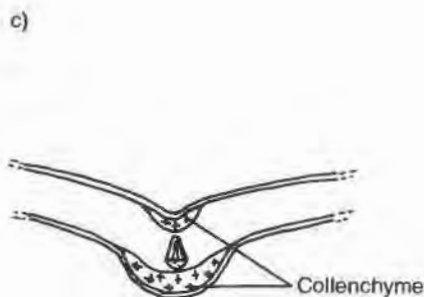
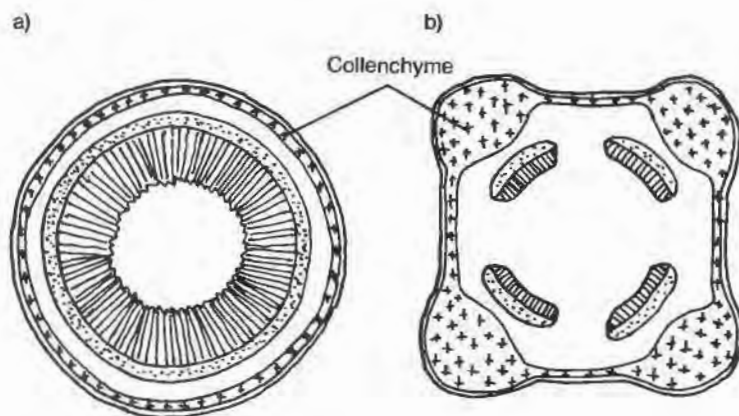


Figure 17.11
Localisation superficielle, sous-épidermique, du collenchyme dans (a) une tige de Houx, (b) une tige de Menthe et (c) la nervure médiane d'une feuille d'Hellébore.

17.3 Le sclérenchyme

Les parois des cellules sclérenchymateuses sont uniformément épaissies et plus ou moins lignifiées, ce qui les rend imperméables. Leurs punctuations sont du type canalicule.

Tissu habituellement profond, le sclérenchyme est surtout développé dans les organes aériens (feuilles, tiges) (figure 17.12). Il est plus rare dans les racines.

D'après la *forme cellulaire*, on distingue: les **cellules scléreuses**, les **sclérites** et les **fibres**. De ces trois types de sclérenchyme, seules les fibres peuvent appartenir à des formations secondaires.



Figure 17.13
Cellules scléreuses de pulpe de poire.

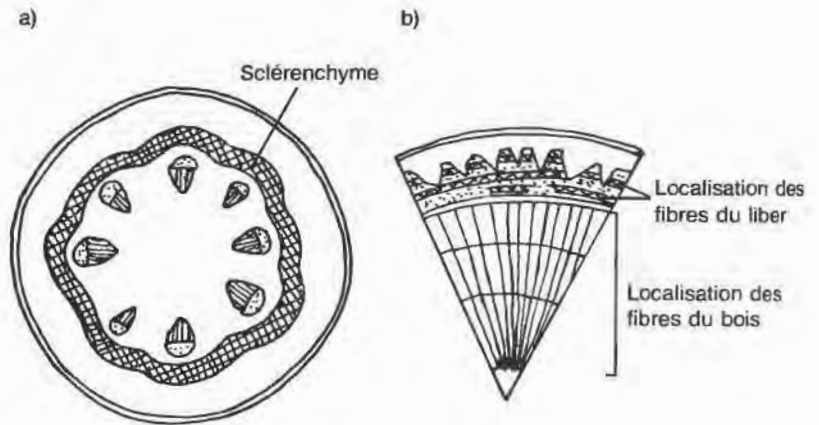


Figure 17.12
Localisation profonde du sclérenchyme dans (a) une tige d'Aristolochie, (b) une tige de Tilleul.

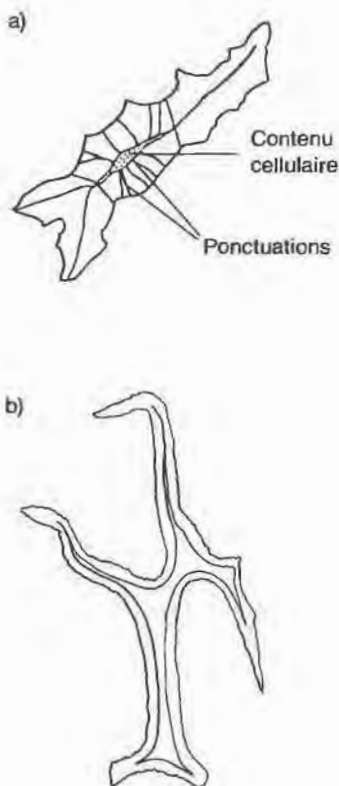


Figure 17.14
Sclérites (a) de feuille de Camélia et (b) de pétiole de Nénuphar.

Les cellules scléreuses

En principe, ces cellules sont *isodiamétriques* mais on en rencontre aussi de forme *parallélipédique*, *polyédrique* ou *ovale*. Les parois épaisses à ponctuations ramifiées entourent le lumen (figure 17.13) dont le contenu vivant a disparu mais où persistent parfois des inclusions élaborées pendant la vie de la cellule.

Le sclérenchyme est *pauvre en eau*; il confère *dureté et rigidité* aux organes au sein desquels il se forme.

Les cellules scléreuses se présentent isolément ou en amas, comme dans la poire (figure 17.13). Elles ont également un rôle de soutien comme dans les aiguillons de Rosier (*Rosa*, figure 19.5) ou un rôle protecteur comme dans l'endocarpe des drupes, la paroi de certains akènes (noisettes) et dans certains téguments séminaux (le Haricot, *Phaseolus*).

Sclérites

Les **sclérites** diffèrent des cellules scléreuses par une *taille plus grande* et une *forme ramifiée, parfois étoilée (astérosclérite)*.

Considérées parfois comme des poils internes sclérifiés, les sclérites se rencontrent isolément chez les *sclérophytes* (le Camélia, *Camellia japonica*; le Théier, *Thea sinensis*; l'Olivier, *Olea europea*) et chez des *hydrophytes* (le Nénuphar, *Nuphar*) (figure 17.14).

Les fibres

Les fibres sont des cellules très *allongées*, *fusiformes* (figure 17.16), atteignant dans certains cas plusieurs centimètres de longueur. Leurs extrémités sont souvent effilées, rarement obtuses ou ramifiées (*Cannabis*, le Chanvre; *Cinchona*, le Quinquina).

La paroi épaissie et *plus ou moins lignifiée* délimite un lumen allongé (figure 17.16). Ce sont des *cellules mortes*. Toutefois, le cytoplasme subsiste parfois pendant quelque temps après que le dépôt de lignine a eu lieu (figure 17.15).

La morphologie des fibres est en relation avec leur position dans les organes de la plante, d'où la distinction de *fibres corticales*, *péricycliques*, *phloémiennes* (dans le liber) et *xylémiennes* (dans le bois) (figure 17.12, b) (voir chapitre 18).

Certaines fibres peuvent être initialement *pluricellulaires*.

Les cellules collenchymateuses sont reliées aux cellules typiques du sclérenchyme par toute une *gamme d'intermédiaires*. Il en est de même pour les fibres et les trachéides, un type de cellules conductrices (voir chapitre 18).

Certaines fibres, celles du Lin (*Linum*) et du Chanvre (*Cannabis*) par exemple, ne sont pas lignifiées ou le sont à peine. Ce sont des **fibres textiles**.

La séparation de ces **fibres textiles** a lieu lors du *rouissage*, opération se déroulant dans certains milieux ou rivières favorables au développement de microorganismes qui, durant la fermentation, détruisent la lamelle pectique qui agit comme ciment entre les cellules voisines.

Le **coton**, une autre fibre textile, a une origine toute différente, il provient des poils du tégument séminal du Cotonnier (*Gossypium*).

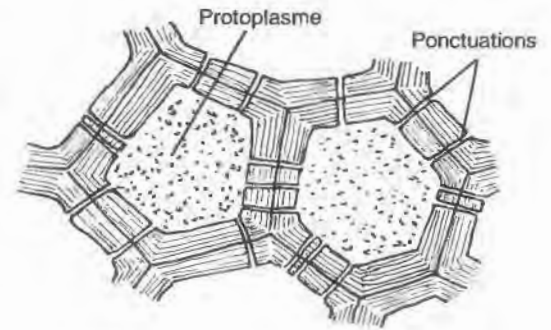


Figure 17.15
Coupe transversale dans de jeunes fibres de tige d'Aris-toloché.

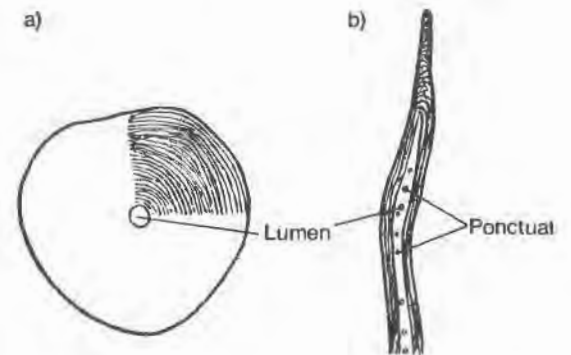


Figure 17.16
(a) Coupe transversale dans une fibre âgée de feuille de *Cycas*, (b) fragment de fibre ligneuse dissociée de copeaux de bois.

guide d'étude

Définir ou décrire

parenchyme
tissu de soutien
turgescence
collenchyme
sclérenchyme

- 17.1 parenchyme
dédiﬀérenciation
parenchyme améatique
parenchyme méatique
parenchyme lacuneux
parenchyme assimilateur

- parenchyme chlorophyllien ou chlorenchyme
- parenchyme de réserve
- parenchyme aquifère
- aérenchyme ou parenchyme aérifère
- phelloderme

17.2 collenchyme
collenchyme angulaire
collenchyme annulaire ou rond
collenchyme lacunaire
collenchyme lamellaire

17.3 sclérenchyme
cellule scléreuse
sclérite
astérosclérite
fibre
fibre textile

Quelques questions

Quelles sont les caractéristiques cellulaires communes à tous les parenchymes?

Quels sont les rôles des différents parenchymes?

Quels types de réserve peuvent accumuler les parenchymes de réserve?

Quel est le rôle des tissus de soutien?

Quelles sont les caractéristiques cellulaires des collenchymes?

Quelle est la localisation des collenchymes?

Quelles propriétés la présence de collenchyme apporte-t-elle aux organes?

Quelles sont les caractéristiques cellulaires des cellules scléreuses?

Quelle est la localisation des cellules scléreuses?

Quelles sont les caractéristiques cellulaires des fibres?

Quelle est la localisation des fibres?

Quelles caractéristiques la présence de tissus de soutien apporte-t-elle aux plantes?

Dresser un tableau comparatif des différentes caractéristiques des tissus fondamentaux.

Corriger les inexactitudes et justifier les énoncés qui s'y prêtent

Les parenchymes constituent le tissu fondamental au sein duquel se développent les autres tissus.

Les parenchymes chlorophylliens sont situés dans les parties profondes des organes.

Le chlorenchyme est un type de tissu de soutien riche en chloroplastes et à parois relativement minces.

Les parenchymes aquifères se rencontrent chez les hydrophytes.

Les parenchymes aquifères possèdent de grandes lacunes remplies d'eau.

Le collenchyme est un tissu transitoire ou permanent selon le cas; il est parfois d'origine secondaire.

Le collenchyme est très rare chez les Monocotylédones et dans les racines.

Le collenchyme est constitué de cellules mortes et le sclérenchyme de cellules vivantes.

Tous les tissus fondamentaux peuvent être observés dans les formations primaires et secondaires.

les tissus conducteurs

Ces tissus n'existent que chez les Ptéridophytes (Cryptogames vasculaires) et les Spermatophytes.

Ils font donc défaut chez les Thallophytes (algues, champignons et lichens) ainsi que chez les Bryophytes (mousses, hépatiques, sphaignes).

Les caractères cellulaires et le rôle rempli par ces tissus permettent de distinguer:

- le **xylème** ou **bois**, tissu assurant le transport de la sève minérale,
- le **phloème** ou **liber**, tissu conduisant la sève élaborée.

18.1 Le xylème ou bois

Assurant le *transport de la sève minérale*, le xylème est caractérisé par la présence de cellules ou de files de cellules mortes orientées parallèlement à l'axe longitudinal de l'organe. Les parois de ces cellules portent un *épaississement secondaire lignifié*, plus ou moins complexe et nécessaire pour empêcher l'écrasement des cellules.

Le xylème est constitué de **trachéides** et de **trachées** (vaisseaux) mais, le plus souvent, il est *hétérogène* car il contient fréquemment d'autres éléments (parenchyme, fibres).

Les catégories de xylèmes

L'origine des tissus xylémiens permet d'en reconnaître deux types (figure. 18.1, b).

Le **xylème primaire** est issu de la différenciation de cellules produites par les *méristèmes apicaux*.

Le **xylème secondaire** dérive de cellules formées par le *cambium* vers l'intérieur de l'organe.

À tout niveau d'organe où la différenciation est achevée, deux types de xylème sont reconnaissables. Ils se distinguent d'après leur *apparition dans le temps* (figure. 18.1).

Le **protoxylème** est constitué par les tout premiers éléments ligneux formés *avant l'achèvement de l'élongation*. Le *protoxylème appartient donc toujours au xylème primaire*. Il est présent dans tous les organes de toutes les plantes vasculaires.

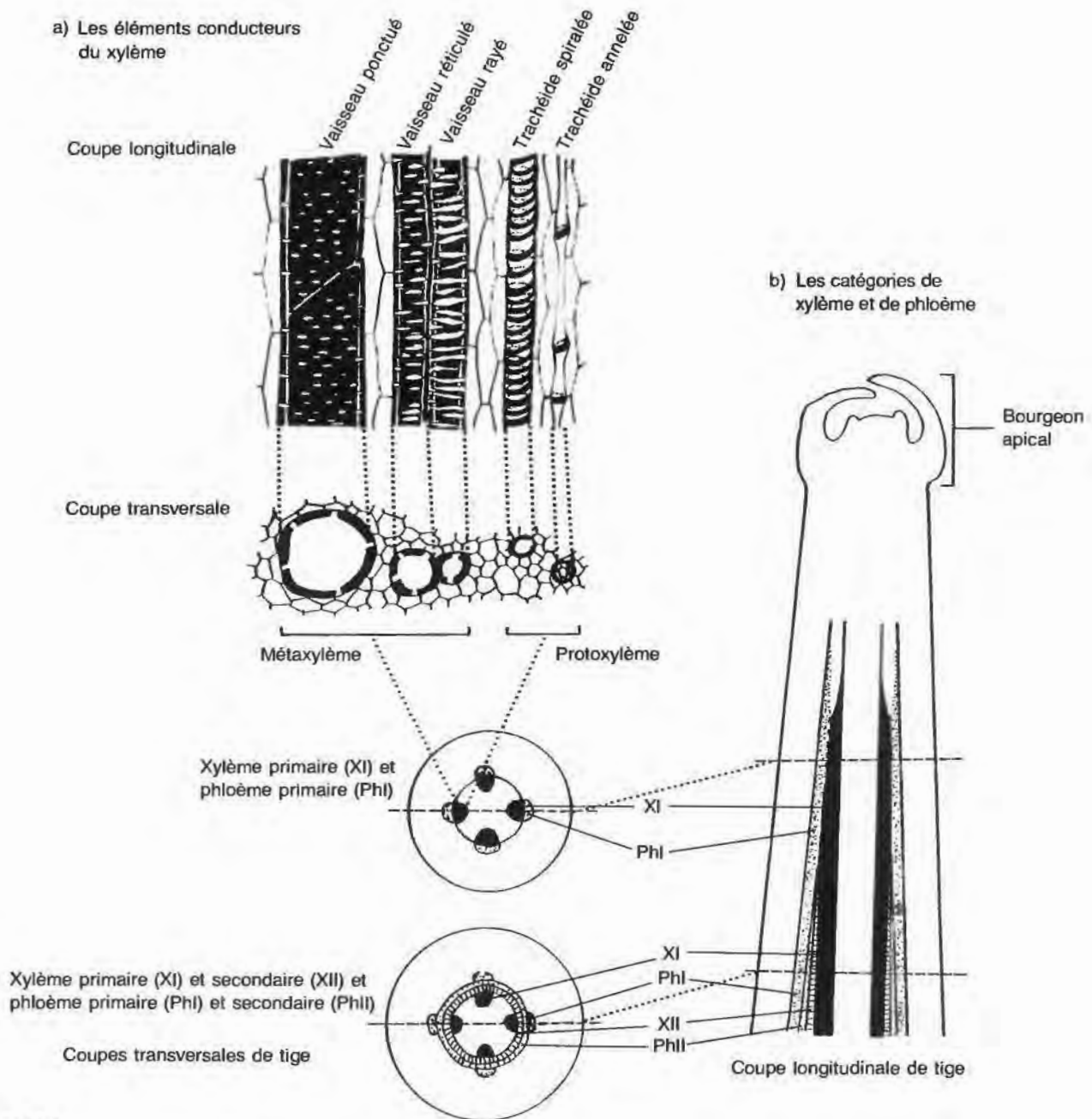


Figure 18.1

(a) Les éléments conducteurs du xylème,
(b) les catégories de xylème et de phloème.

Tableau 18.1

Composition du xylème primaire
et du xylème secondaire.

Xylème primaire	tout le protoxylème	
	métaxylème d'origine primaire	
Xylème secondaire = métaxylème d'origine secondaire	métaxylème	

Le **métaxylème** est accolé au protoxylème et se différencie lorsque *l'élongation de l'organe est terminée*. Le métaxylème comprend donc l'ensemble du xylème, à l'exception du protoxylème.

Dans les parties totalement différenciées d'un organe qui ne possède pas de formations secondaires, le métaxylème sera constitué de tout le xylème primaire à l'exception du protoxylème.

Si les organes possèdent des structures secondaires, le métaxylème comporte à la fois le métaxylème d'origine primaire et tout le xylème secondaire.

Dans une portion complètement différenciée d'organe, le métaxylème peut donc être constitué exclusivement de xylème primaire quand aucune formation secondaire ne se développe ou, à la fois de xylème primaire et de xylème secondaire, lorsque des formations secondaires sont présentes (tableau 18.1).

Ces distinctions ont une *grande importance* en anatomie, en organogénèse, en histogénèse ainsi qu'en anatomie comparée envisagée sous l'angle évolutif.

Les éléments conducteurs du xylème

Il en existe deux types. Ce sont les **trachéides** (vaisseaux imparfaits) et les **trachées** (vaisseaux parfaits) (figure 18.1, a) qui ont en commun le fait d'être des *cellules mortes* et allongées, à paroi portant des épaissements secondaires lignifiés séparés par des *plages cellullosiques*. Elles diffèrent par *la persistance des cloisons transversales dans les trachéides* et *la résorption plus ou moins complète de ces cloisons dans les trachées*, créant dans celles-ci une ou plusieurs *perforations*.

Les trachéides

Elles sont de trois types d'après les *caractères de leurs épaissements*.

Les **trachéides annelées** et **spiralées** du *protoxylème* sont des éléments de petit calibre (figure 18.1, a). Elles possèdent des *cloisons terminales obliques*, se terminent en biseau à leur extrémité et sont disposées bout à bout. La sève y circule en *zigzag*.

La lignine se dépose dans les *épaississements annelés* ou *spiralés*, sur la face interne de la paroi cellulaire, constituant un support rigide renforçant celle-ci, tout en préservant de larges *plages cellullosiques* perméables à l'eau. Parfois, anneaux et spirales lignifiés voisinent dans une même cellule.

Se différenciant à un niveau où *l'étirement n'est pas encore terminé*, ces cellules sont capables d'un certain allongement. *Elles entrent dans la constitution du protoxylème.*

Les trachéides sont à peu près les seuls éléments xylémiens présents dans les régions apicales des tiges, à l'extrémité des nervures dans les feuilles et les fleurs ainsi qu'au niveau de la zone d'élongation des racines.

Les **trachéides scalariformes** (figure 18.2) constituent le xylème des Fougères mais plusieurs familles de Spermatophytes en possèdent.



Figure 18.2
Épaissements scalariformes dans une trachéide de Spermatophyte.

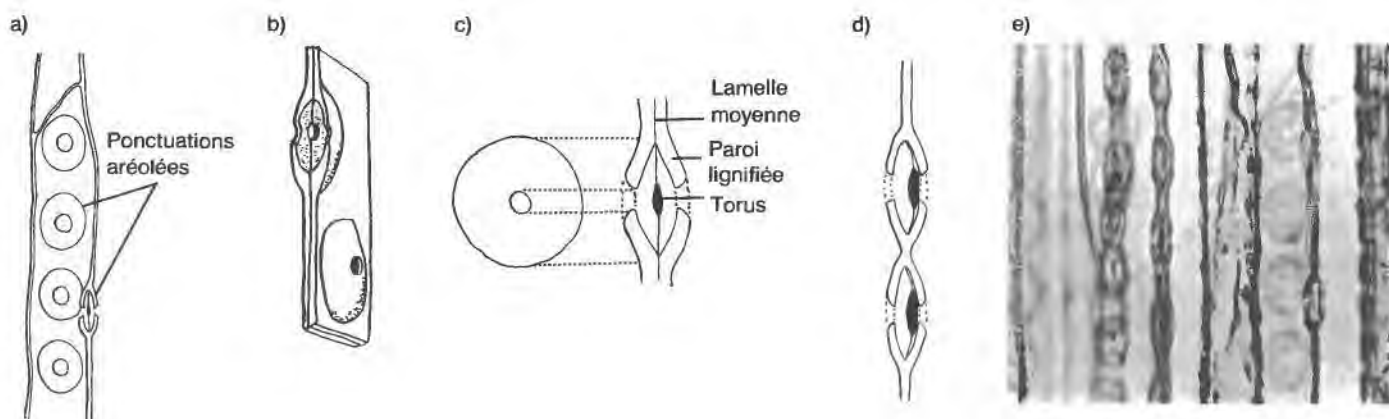


Figure 18.3

Trachéides aréolées: (a) extrémité d'une trachéide avec ponctuations aréolées, (b) reconstitution tridimensionnelle de ponctuations aréolées, (c) ponctuations aréolées vues de face et de profil, (d) obturation de ponctuations aréolées par le torus et (e) trachéides à ponctuations aréolées dans une coupe longitudinale de feuille de Pin.



Figure 18.4

Détail de l'épaississement lignifié de deux trachées.

dent. Elles sont alors mélangées à des vaisseaux parfaits. Ces cellules aux *extrémités biseautées* et à *section polygonale* sont disposées bout à bout. Les *arêtes* sont *uniformément lignifiées* et reliées entre elles par d'autres épaississements disposés en forme de *barres horizontales* sur les faces latérales de la cellule. Ces bandes lignifiées sont séparées par d'étroites bandes cellulosiques qui sont les **ponctuations scalariformes**.

Les **trachéides aréolées** (figure 18.3) constituent le *métaxylème* des *Gymnospermes*. Toutefois, les *Gnétacées* possèdent également des vaisseaux parfaits. Ces trachéides ont également des *extrémités biseautées*. La plus grande partie de leurs parois latérales est *lignifiée* mais des ponctuations d'un type particulier, les **ponctuations aréolées** au niveau desquelles circule la sève, y sont ménagées.

L'*épaississement lignifié surplombe la ponctuation*. Celle-ci a une forme circulaire et sa paroi primaire cellulosique porte en son centre un épaississement lenticulaire imprégné de cire, le **torus**. Cette portion de paroi constitue une *soupape mobile* qui règle les échanges cellulaires et permet en cas de besoin l'*obturation complète de la ponctuation*, à l'occasion de blessure dans les tissus voisins par exemple (figure 18.3, d).

Les trachées

Les trachées sont des **vaisseaux parfaits**, nommés parfois tout simplement les **vaisseaux**. Elles forment des files longitudinales de cellules ou des *tubes de cellules mortes* dont les cloisons transversales portent une ou plusieurs perforations faisant communiquer directement entre eux les éléments qui les constituent (figure 18.5).

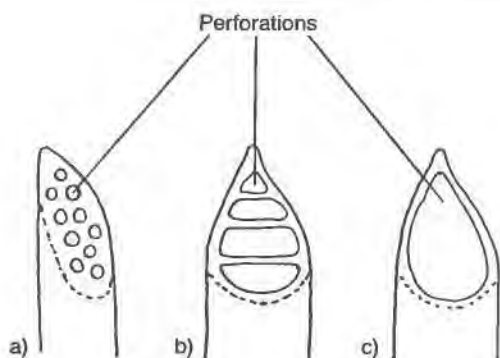


Figure 18.5

Différents types de perforations dans les trachées: (a) chez l'Éphédra, (b) chez le Tulipier et (c) chez la Courge.

Leurs cloisons longitudinales sont pourvues d'épaississements lignifiés limitant des plages cellulodiques (figure 18.4). Le dessin de ces épaississements, sur les parois détermine les différents types de vaisseaux (figure 18.1, a):

- les **vaisseaux spiralés**, à épaississement de lignine en forme de spirale plus ou moins serrée;
- les **vaisseaux rayés**, caractérisés par des bandes lignifiées transversales plus ou moins irrégulières et très rapprochées les unes des autres;
- les **vaisseaux réticulés**, dont les rayures sont plus nombreuses et irrégulières;
- les **vaisseaux ponctués**, avec un revêtement de lignine continu, sauf au niveau des ponctuations.

De nombreux intermédiaires relient ces types bien caractérisés, de même qu'il existe des formes de transition entre les trachéides et les trachées.

Outre les caractères des tissus conducteurs du xylème, ces descriptions donnent également un aperçu de la relation entre la complexité du bois et le degré d'évolution des différents groupes systématiques.

Les éléments non conducteurs du xylème

Si le bois des Gymnospermes et de quelques Dicotylédones primitives est **homoxylé**, c'est-à-dire constitué uniquement d'éléments conducteurs (figure 18.9), presque toutes les Dicotylédones ligneuses possèdent du bois **hétéroxylé** (figure 18.7) dans lequel les trachéides et les trachées sont accompagnées d'éléments non conducteurs tels que les fibres.

Les **fibres** (figures 18.6 et 18.7) assurent uniquement un rôle de soutien; elles constituent une part très importante du bois des Angiospermes (50 à 80 %). Leurs parois peuvent être très épaisses et le lumen très réduit. Les ponctuations, toujours de petit calibre, sont

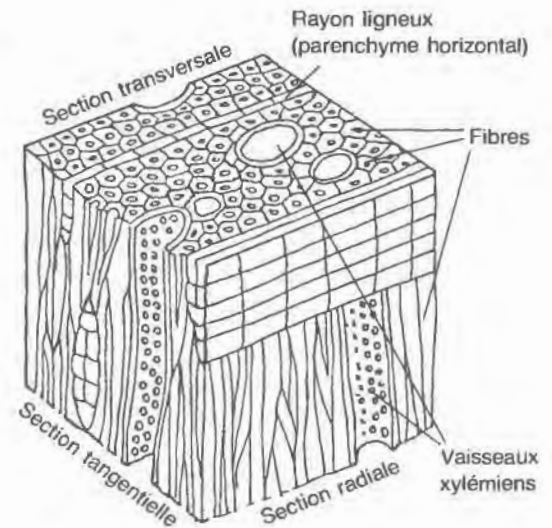


Figure 18.6
Structure du bois d'Érable.

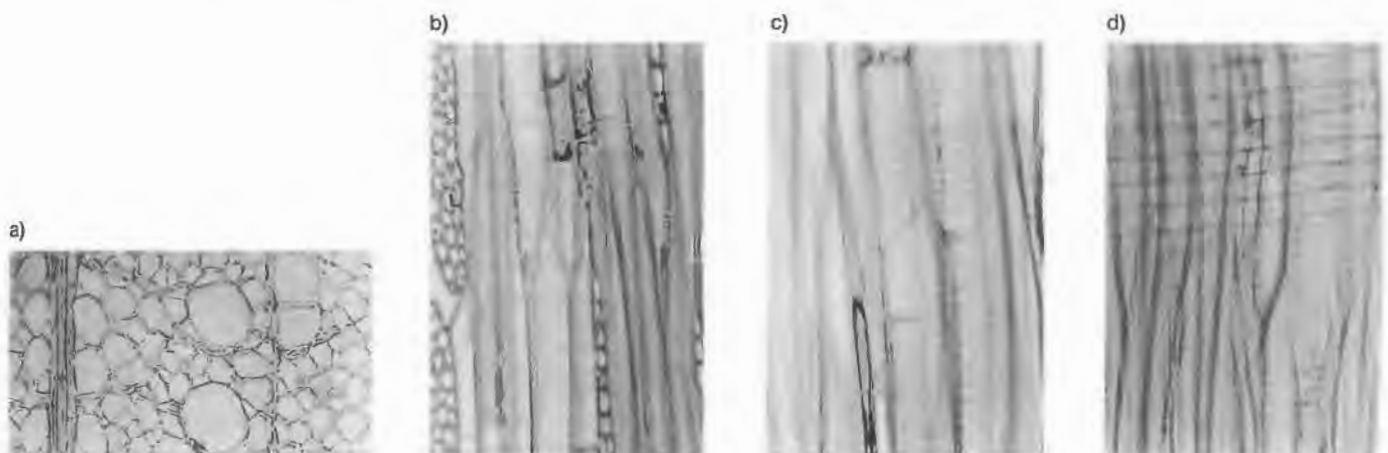


Figure 18.7
Bois hétéroxylé de Tilleul (Angiospermes): (a) en coupe transversale, (b) en coupe tangentielle, (c) en coupe longitudinale axiale et (d) au niveau d'un rayon médullaire.

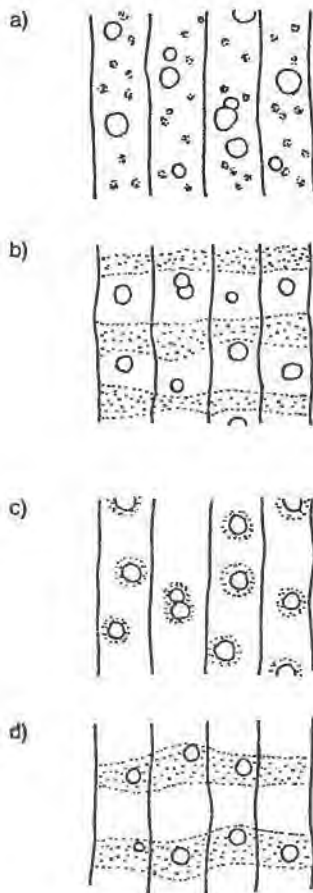


Figure 18.8
Quelques types de distribution du parenchyme longitudinal (en pointillé) dans des coupes transversales de bois: (a) diffus, (b) en bandes concentriques, (c) vasicentrique, (d) confluent.

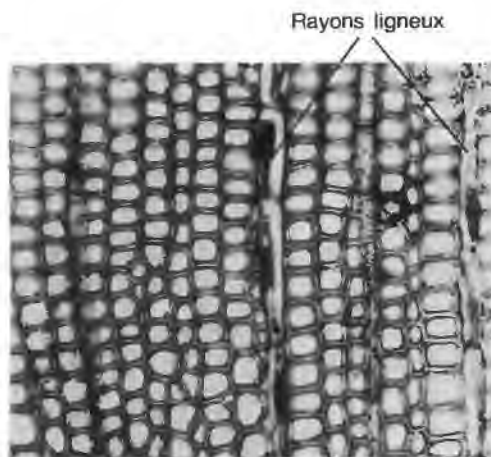


Figure 18.9
Coupe transversale de bois homoxylé de Pin (Gymnospermes).

peu nombreuses et peuvent même manquer. Certaines de ces fibres possèdent des ponctuations semblables aux *ponctuations aréolées* mais à *ouvertures allongées* et parfois différemment orientées de part et d'autre de la paroi: ce sont alors des **ponctuations croisées**.

Il existe plusieurs types de fibres et des **pseudofibres** qui diffèrent des fibres véritables par la persistance du contenu vivant.

Le **parenchyme ligneux** (figures 18.6, 18.7 et 18.8) est constitué de cellules vivantes dont les parois restent cellulodiques ou se lignifient. Ce parenchyme joue un *rôle de réserve*. Présent surtout dans le bois secondaire, il se rencontre aussi dans le protoxylème et le bois primaire. Il en existe deux types, le parenchyme longitudinal ou axial et le parenchyme horizontal ou radial.

Le **parenchyme longitudinal** ou **axial** est formé de files plus ou moins importantes de cellules parenchymateuses disposées suivant l'axe de l'organe (figure 17, c). Ces files sont réparties différemment suivant les espèces. Elles peuvent être localisées au *contact direct des vaisseaux*, c'est le **parenchyme paratrachéal**. Ces files peuvent également être disposées *entre les vaisseaux* sans aucune relation avec ceux-ci: c'est le **parenchyme apotrachéal** (figure 18.8). Il existe plusieurs variétés de ces deux types de parenchyme et de nombreuses formes intermédiaires les relient. L'absence de parenchyme longitudinal constitue un caractère primitif.

Le parenchyme longitudinal peut se former soit au début de la zone d'accroissement annuelle du bois, comme chez le Teck (*Tectona grandis*), soit à la fin de cette zone, comme chez le Magnolia. Il jouerait un rôle physiologique en facilitant l'*apport printanier d'eau au cambium*.

Le **parenchyme horizontal** ou **radial** (**rayons ligneux** et **rayons médullaires**) est constitué de cellules parenchymateuses vivantes à paroi cellulodique ou lignifiée. Issu du fonctionnement du cambium, il forme des bandes radiales et traverse les anneaux de bois secondaire (figure 18.7, a, b et d). Ces rayons peuvent ou non atteindre la moelle. Leur largeur (de une à quelques cellules), leur forme et leur hauteur sont variables.

Le phénomène de la **thyllose** consiste en la *pénétration de thylles*, *expansions de cellules parenchymateuses* qui s'insinuent dans la cavité des cellules xylémiques à travers les ponctuations de la paroi (figure 18.10). Ce phénomène se produit en fin de saison ou à la suite de blessures. Dans ce dernier cas, il assure l'intégrité des vaisseaux ou des portions de vaisseaux restants.

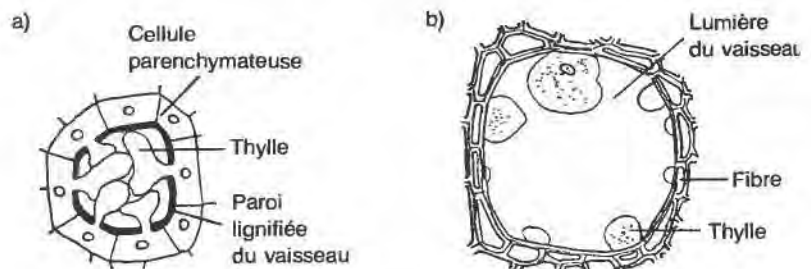


Figure 18.10
Formation de thylles: (a) schéma, (b) dans une racine de Philodendron.

Outre le parenchyme, le bois des végétaux supérieurs renferme occasionnellement *divers éléments accessoires* comme des *canaux sécréteurs* (Conifères, Apiacées), des *plages de liber* dans les racines de Solanacées (la Pomme de terre, *Solanum tuberosum*) ou de Loganiacées (*Strychnos*) et dans les tiges de certaines Gentianacées (*Gentiana*), des *cellules à sable* d'oxalate de calcium (Solanacées) et d'autres cristaux.

Le bois des Gymnospermes ne renferme que des éléments conducteurs traversés par endroits, par des rayons ligneux: il est considéré comme homoxylé (figure 18.9).

18.2 Le phloème ou liber

Le phloème, responsable du *transport de la sève élaborée*, a comme éléments fonctionnels les **tubes criblés**. Il comporte généralement des **cellules criblées**, des **cellules compagnes**, des *cellules parenchymateuses* et des *fibres libériennes*.

Les catégories de phloèmes

Toutes les distinctions faites quant à l'origine du xylème sont applicables au phloème. Ainsi, on distingue le **phloème primaire** issu des méristèmes apicaux et le **phloème secondaire** provenant des méristèmes latéraux. Le premier comprend le *proto*phloème et du *métaphloème d'origine primaire*, le second, uniquement du *métaphloème d'origine secondaire*.

Les tubes criblés

Les tubes criblés sont formés de files longitudinales de cellules allongées, les **cellules criblées**, *vivantes mais anucléées*, à *parois celluloseuses* et dont les parois transversales sont percées de **punctuations** (figure 18.11) constituant des **cribles**.

Les tubes criblés sont généralement de très faible diamètre (10^{-2} mm) mais ils sont de plus grandes dimensions chez les plantes grimpantes et les lianes où leur diamètre atteint 1/20 mm.

Au niveau des cribles, le cytoplasme des cellules voisines est en communication directe (figures 18.11 et 18.12).

Les punctuations peuvent être soit uniformément réparties, constituant alors des **cribles simples** comme chez *Cucurbita pepo* (la Courge, figure 18.13, a), soit groupées en plages criblées dans les **cribles composés** chez *Nicotiana tabacum* (le Tabac) et *Vitis vinifera* (la Vigne, figure 18.13, b).

Les parois latérales des tubes criblés sont dépourvues de cribles sauf chez les Gymnospermes (figure 18.15) et chez quelques Angiospermes primitives.

Leur noyau disparaissant pendant la différenciation, les tubes criblés sont *anucléés*; leur cytoplasme vacuolisé contient des mitochondries allongées, de petits plastes, des corps visqueux lipoprotéiques ("slime bodies" en anglais).

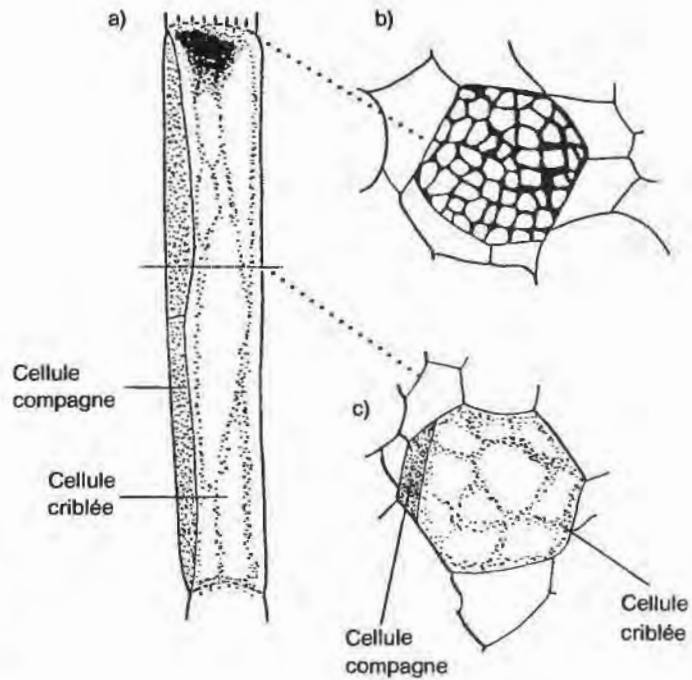


Figure 18.11

Cellules criblées et cellules compagnes d'une jeune tige de Courge: (a) coupe longitudinale; coupes transversales (b) au niveau du crible et (c) au niveau de la cavité cellulaire. Noter que la cellule compagne n'est normalement pas visible au niveau des cribles de sa cellule criblée.

La circulation de la sève est interrompue pendant la mauvaise saison. Un **cal**, dépôt de callose, se forme alors de part et d'autre de chaque plaque criblée (figure 18.14). L'obturation est définitive chez les végétaux annuels et chez de nombreuses plantes vivaces; plus rarement, elle est temporaire chez certaines espèces vivaces comme la Vigne (*Vitis vinifera*). Dans ce cas, les cals formés disparaissent au printemps suivant et la circulation de la sève redevient possible.

Chez les *Gymnospermes*, les cellules criblées sont prismatiques, à section quadrangulaire (figure 18.17) et terminées en pointe effilée (figure 18.15). Chez les *Angiospermes*, elles sont cylindriques, avec des cloisons transversales ou, parfois, obliques.

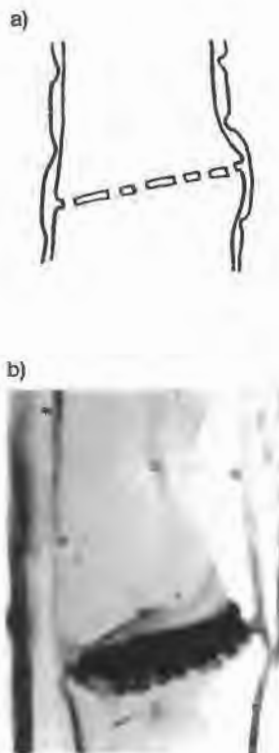


Figure 18.12

Coupe longitudinale d'un crible de Courge: (a) schéma et (b) vue détaillée.

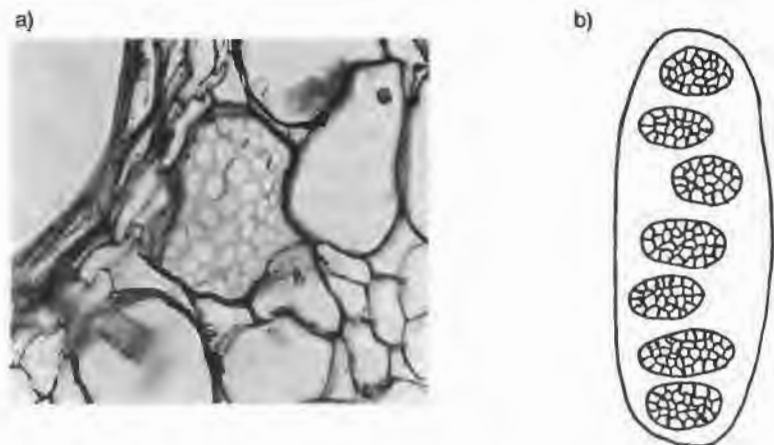


Figure 18.13

(a) Crible simple de Courge et (b) crible composé de Vigne, vus de face.

Les éléments non conducteurs du phloème

Les **cellules compagnes** (figure 18.11, c), présentes chez les Gnétales (Gymnospermes) et les Angiospermes, proviennent du cloisonnement longitudinal de la cellule initiale du tube criblé. Ce cloisonnement délimite une petite cellule latérale, généralement de section triangulaire. Une ou plusieurs cellules compagnes et une cellule criblée peuvent être produites à partir d'une même cellule initiale.

Ces cellules, *plus courtes que la cellule criblée*, possèdent un noyau volumineux, un cytoplasme dense et des vacuoles mais elles ne contiennent *jamais d'amidon*.

À la mort d'une cellule criblée, dont la vie est de courte durée, la cellule compagne de chaque cellule morte peut se diviser longitudinalement et une de ses deux cellules filles se différencie alors en cellule criblée.

La relation entre cellule compagne et cellule criblée paraît très étroite, la paroi qui les sépare étant très mince et percée de nombreuses ponctuations. Cependant, le rôle exact des cellules compagnes demeure toujours mal connu.

Chez les Gymnospermes, les **cellules albuminifères** sont homologues aux cellules compagnes des Angiospermes. Localisées dans les rayons ou parfois dans le parenchyme vertical, elles sont riches en protéines et communiquent par des ponctuations avec les cellules criblées (figure 18.15). Elles sont essentiellement temporaires et laissent des lacunes après leur disparition.

Le **parenchyme libérien longitudinal** est constitué de cellules parenchymateuses ordinaires mais allongées dans le sens longitudinal. La disposition de ce tissu est variable selon les groupes systématiques. Pourvues de parois cellulósiques, les cellules de ce parenchyme sont vivantes, riches en amidon et en tanins; elles constituent un *tissu de réserve*.

Les **rayons libériens** (ou **parenchyme horizontal**) prolongent à l'extérieur du cambium, du côté du phloème, le parenchyme horizontal xylémien dont ils constituent en fait la partie externe. Ils remplissent également un *rôle de réserve*.

Les **fibres libériennes** ne se rencontrent que dans les *libers secondaires*, donc chez les Dicotylédones et les Gymnospermes; elles sont cependant exceptionnelles chez ces dernières (figure 18.17). Les fibres sont beaucoup plus rares dans le phloème que dans le xylème. Elles peuvent manquer chez de nombreuses espèces. Possédant la forme typique des fibres, elles ont des ponctuations simples ou à aréole peu marquée. Elles se reconnaissent aisément grâce à leur paroi épaisse et à leur lumen étroit. Leur disposition est très variée: elles peuvent être dispersées dans le liber (*Laurus*, le Laurier) ou disposées en strates concentriques, d'où l'*aspect stratifié* du liber des Malvales.

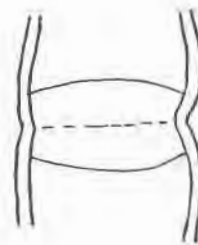


Figure 18.14
Cals recouvrant un crible à l'extrémité de deux cellules criblées coupées longitudinalement.

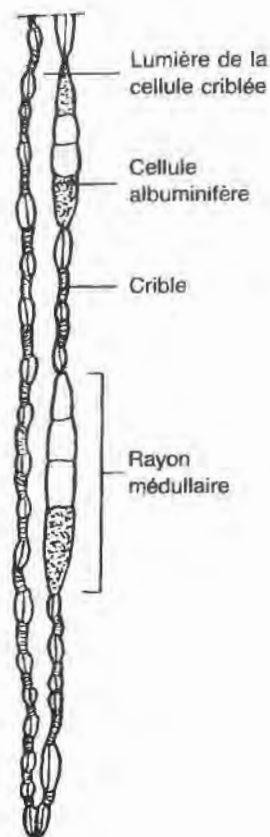


Figure 18.15
Fragment de cellule criblée de Gymnosperme coupée longitudinalement et associée à des rayons médullaires.

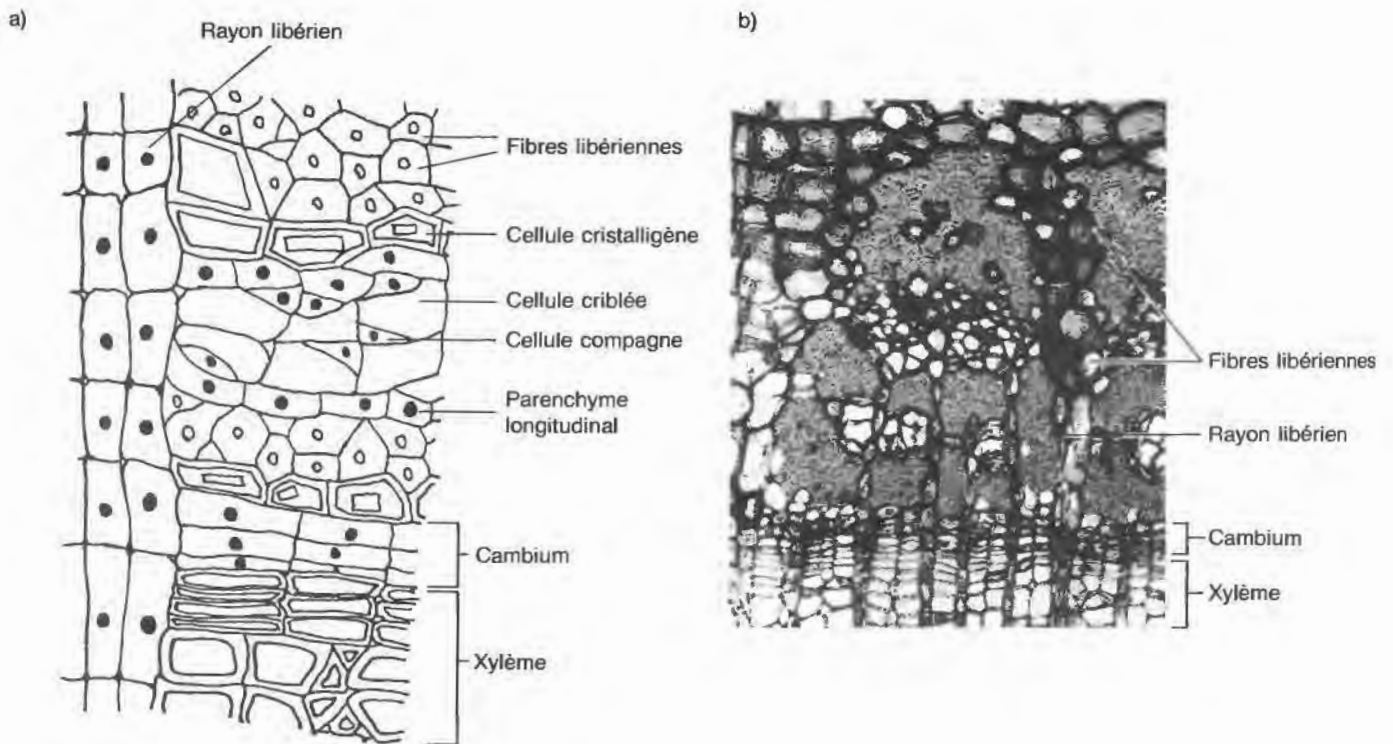


Figure 18.16
Le phloème des Dicotylédones: (a) schéma du phloème primaire et de quelques tissus voisins, (b) phloèmes primaire et secondaire, cambium et xylème secondaire dans une portion de tige de Tilleul coupée transversalement.

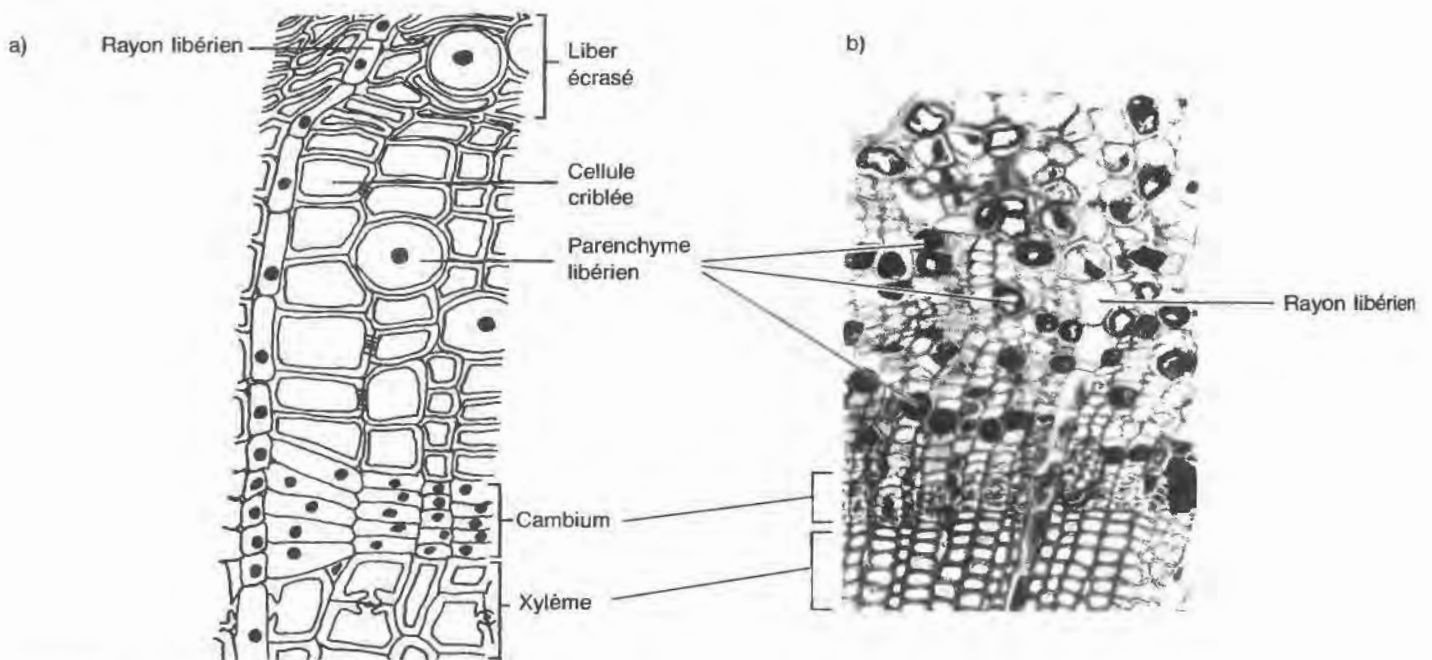


Figure 18.17
Le phloème des Gymnospermes: (a) vue schématique du phloème et des tissus voisins, (b) coupe transversale du phloème, du cambium et d'une partie du xylème secondaire dans une portion de tige de Pin.

Au voisinage des fibres libériennes, les cellules parenchymateuses contiennent souvent des *cristaux prismatiques d'oxalate de calcium*. L'ensemble fibre-cellules parenchymateuses est connu sous le nom de **tube cristalligène**.

La présence de ces formations est utilisée dans l'identification des bois et des poudres, par exemple de Coca (*Erythroxylon coca*).

Les **éléments sécréteurs** (voir chapitre 20) sont parfois représentés dans le liber par des *cellules à essence* (Lauracées), des *canaux sécréteurs* (Apiacées), des *plages de gommages* ou de *mucilage* (Malvacées, Tiliacées). Des *laticifères* s'y rencontrent dans diverses familles comme les Papavéracées, les Astéracées Lactucoïdées, les Euphorbiacées, les Apocynacées, les Asclépiadacées, etc.

guide d'étude

Définir ou décrire

18.1. xylème ou bois

- trachéide ou vaisseau imparfait
- trachée ou vaisseau parfait
- xylème primaire
- xylème secondaire
- protoxylème
- métaxylème
- trachéide annelée
- trachéide spiralée
- trachéide scalariforme
- ponctuation scalariforme
- trachéide aréolée
- ponctuation aréolée
- torus
- vaisseau spiralé
- vaisseau rayé
- vaisseau réticulé
- vaisseau ponctué
- bois homoxylé
- bois hétéroxylé
- ponctuation bordée
- fibre xylémienne
- pseudofibre
- parenchyme ligneux,
- parenchyme longitudinal ou axial
- parenchyme paratrachéal
- parenchyme apotrachéal
- parenchyme horizontal ou radial
- rayon médullaire
- rayon ligneux
- thyllose
- thylle

18.2. phloème ou liber
tube criblé
cellule criblée
cellule compagne
fibre libérienne
phloème primaire
phloème secondaire
protophloème
métaphloème
cellule criblée
ponctuation
crible
crible simple
crible composé
cal
callose
cellule albuminifère
parenchyme libérien longitudinal
rayon libérien ou parenchyme libérien horizontal
tube cristalligène
élément sécréteur

Quelques questions

Quels sont les caractères communs aux trachéides et aux trachées?

Par quels caractères les trachéides se distinguent-elles des trachées?

Localiser les parenchymes ligneux et médullaires. Quel est leur rôle?

Le protoxylème est-il toujours d'origine primaire?

Quelle est la structure cellulaire des tubes criblés?

Quelle est la composition du phloème?

Quelles sont l'origine et la structure cellulaire des cellules compagnes?

Quelle est la disposition des fibres libériennes?

Quels sont les différents critères sur lesquels est basée la classification des xylèmes et des phloèmes?

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Dans tous les organes, le protophloème est toujours d'origine primaire.

Le métaxylème peut être constitué de xylème primaire et de xylème secondaire.

Il existe un protoxylème primaire et un protoxylème secondaire.

Les trachéides peuvent s'allonger.

Les trachéides annelées et spiralées forment le métaxylème.

Les trachéides aréolées forment le protoxylème des Gymnospermes.

Il existe de nombreuses transitions entre les différents types de vaisseaux xylémiens.

Le parenchyme ligneux faciliterait l'apport d'eau au printemps chez les Gymnospermes, tandis que le parenchyme médullaire est un tissu de réserve.

Tout comme les thylls, les cals apparaissent en fin de saison ou lors de blessures. Tous deux sont définitifs.

Les tissus xylémiens sont toujours très homogènes.

Au niveau des pores des tubes criblés, les cellules voisines communiquent directement entre elles par leur cytoplasme.

Les parois latérales des tubes criblés sont dépourvues de ponctuations.

Comme la thylose, la callose est habituellement un phénomène irréversible.

A la mort d'une cellule criblée, la cellule compagne remplace celle-ci comme élément conducteur de la sève minérale.

Les parenchymes libériens longitudinaux et les rayons libériens sont tous deux des tissus de réserve.

Les fibres libériennes n'existent que dans les libers secondaires.

Pour en savoir plus...

Sur le bois

PANSHIN, A.J., C. DE ZEEUW ET H.P. BROWN (1964) Textbook of Wood Technology. McGraw-Hill, New York.

ROCHETTE, P. (1964) Le bois, sa structure, ses propriétés, ses utilisations. Monographies Dunod. Dunod, Paris.

WANGAARD, F. F. (1981) Wood: Its Structure and Properties. Clark C. Heritage Memorial Series on Wood. The Pennsylvania State University.

les tissus de revêtement

Les tissus de revêtement mettent la plante en contact avec le milieu extérieur. Ils diffèrent *selon les organes*. Ce sont:

- l'**épiderme** chez les feuilles, les organes floraux et les tiges sans suber;
- la coiffe à l'extrémité des racines;
- l'**assise subéreuse**, chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, ainsi que le **subéroïde** des Monocotylédones, autour des racines ou des régions de racines dépourvues de suber;
- le **suber** ou **liège** autour des parties d'organes possédant d'importantes structures secondaires;
- les **téguments séminaux** recouvrant les graines.

19.1 L'épiderme

Cette assise superficielle est constituée par une *couche unique de cellules* (figure 19.1). Elle recouvre la surface des tiges jeunes, des feuilles ainsi que des organes floraux. Ce revêtement est rendu presque totalement imperméable en raison de certaines caractéristiques des cellules épidermiques.

De place en place, l'épiderme est parsemé d'ouvertures réglables, les **stomates**, qui permettent des échanges gazeux et le passage de vapeur d'eau (figures 19.7 et 19.8, c, d, e). Certaines cellules épidermiques peuvent produire des *poils* qui, selon le cas, jouent un rôle régulateur (**poils tecteurs**) (figure 19.4) ou sécréteur (**poils sécréteurs** d'essences et de résines) (figure 19.6).

L'épiderme joue essentiellement un *rôle protecteur*, notamment contre l'attaque des parasites: champignons, insectes, vers. Partiellement imperméable, il s'oppose mais incomplètement à la pénétration de l'eau. Le rôle des pigments non chlorophylliens qu'il contient parfois est mal connu; on leur attribue celui d'écran protecteur ou de sensibilisateur.

Cellules épidermiques

Les cellules épidermiques sont des *cellules vivantes, dépourvues de chlorophylle* chez les Spermatophytes, à l'exception de quelques plantes aquatiques et des Orchidacées. Elles renferment une grande vacuole entourée de protoplasme périphérique. Elles possèdent parfois des **pigments caroténoïdes** localisés dans des chromoplastes ou des **flavones** (jaunes) et des **anthocyanes** (bleu-violet, rouges) en solution dans les vacuoles.

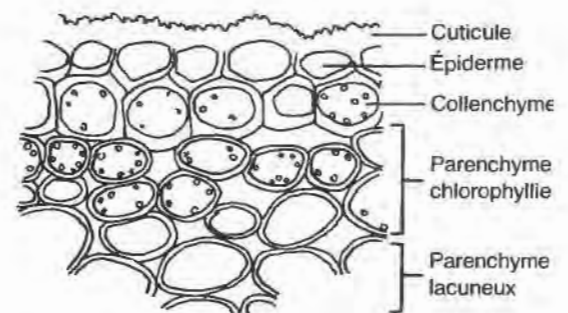


Figure 19.1
Cellules épidermiques et tissus sous-jacents dans une coupe transversale de tige de Menthe.

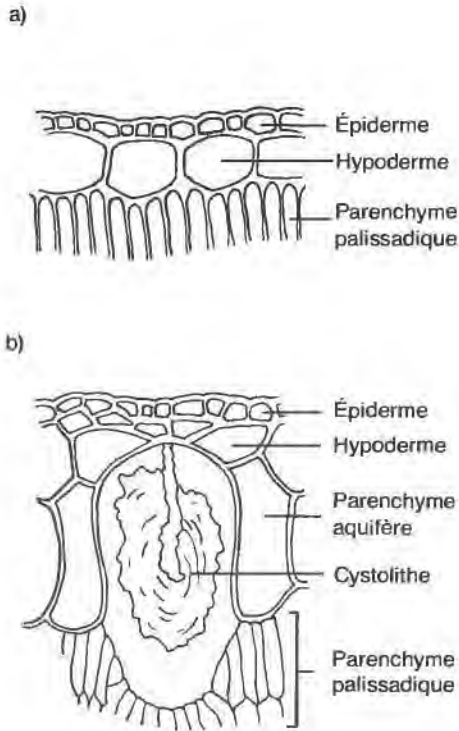


Figure 19.2
Feuille de Figuier: coupes transversales montrant (a) l'hypoderme et (b) un cystolithe.

Observées de face, les cellules épidermiques des tiges sont habituellement allongées tangentiellement et parallèlement à l'axe de l'organe, étroitement imbriquées et ne laissant entre elles aucun méat. Dans les feuilles des *Monocotylédones* (figure 19.8, a, b), elles sont généralement disposées en files longitudinales et possèdent des parois rectilignes. Dans les feuilles des *Gymnospermes* et des *Dicotylédones* (figure 19.7, a et b), elles ont un contour sinueux et polygonal.

Les parois externes de l'épiderme s'épaississent et deviennent cutinisées. Elles comportent plusieurs couches:

- la **cuticule**, externe, constituée de cutine pure;
- les **couches cuticulaires**, intermédiaires et formées d'un mélange de cellulose et de cutine;
- la **couche cellulosique**, interne.

La **cuticule** freine la transpiration; elle est plus épaisse chez les plantes adaptées à la sécheresse. Elle est aisément détachable des autres couches de la paroi externe de cette assise. Sa surface est souvent striée de façon variée.

La paroi externe de l'épiderme peut être revêtue d'une **couche de cire** continue qui renforce l'action protectrice de la cuticule. Le Chou (*Brassica*), certains Palmiers et certains fruits, dont la prune, possèdent cette protection supplémentaire. Parfois aussi, cette paroi est imprégnée de **silice**, comme chez les Poacées et les Cypéracées, ou recouverte de **carbonate de calcium** comme chez les Boraginacées et les Cucurbitacées.

La **paroi externe** de l'épiderme émet parfois des prolongements cellulosiques qui pénètrent dans la cavité cellulaire hypertrophiée et produisent les **cystolithes** (figure 19.2, b). Ces formations, qui résultent du dépôt de **carbonate de calcium** sur ces excroissances celluloses, existent notamment dans la famille des Moracées, comme chez les Figuiers (*Ficus*).

Les **parois latérales et internes** de l'épiderme restent normalement minces et cellulosiques mais, parfois, elles deviennent collenchymateuses.

Les cellules épidermiques des feuilles sont généralement en contact vers l'intérieur avec les parenchymes assimilateurs. Parfois, entre l'épiderme et ces tissus, s'insèrent une ou deux assises d'**hypoderme**, comme chez le Figuier (*Ficus*) et le Laurier-rose (*Nerium oleander*). Cette assise provient du dédoublement de l'épiderme (figure 19.2). Dans certains cas, comme chez le Pin (*Pinus*), l'hypoderme possède des parois épaissies et plus ou moins lignifiées (figure 19.9, a). Un rôle **protecteur** lui est également attribué.

Poils épidermiques

Les poils épidermiques peuvent consister en une légère expansion des cellules épidermiques, ce sont les **papilles** (figure 19.3). Un allongement plus important produit des poils. Si ceux-ci sont pluricellulaires, ils proviennent de la division d'une cellule épidermique initiale. L'ensemble des poils d'une plante s'appelle le **trichome**.

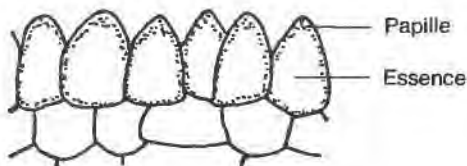
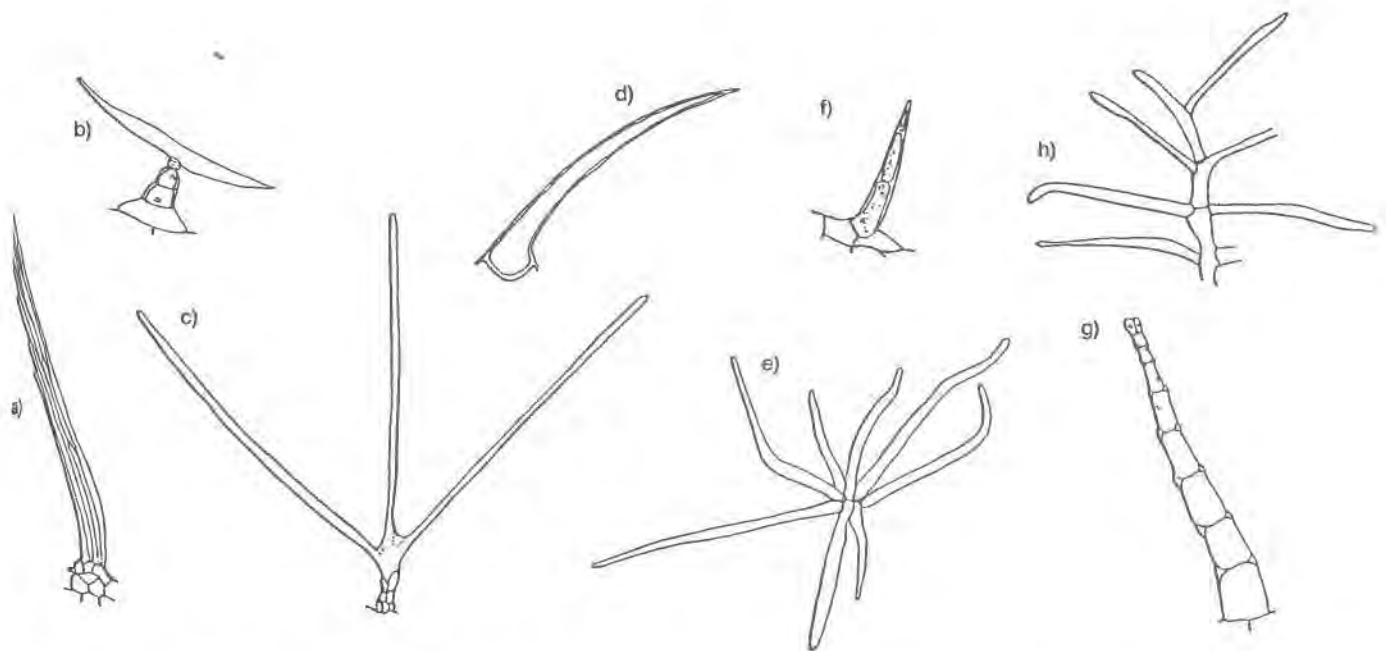


Figure 19.3
Papilles de l'épiderme d'un pétale de rose.



Le rôle des poils permet d'en distinguer deux types.

Les **poils tecteurs** (figure 19.4) sont de forme très variable, allant de la simple papille à des formations très élaborées. Souvent très caractéristiques, ils sont utilisés pour cette raison dans l'identification des organes ou de leurs poudres. Lorsqu'ils sont très denses, les poils tecteurs contribuent à réduire la transpiration. Les **aiguillons** des feuilles et des tiges de *Rubus* (les Ronces, les Framboisiers) et de *Rosa* (les Rosiers) sont des poils massifs et sclérifiés (figure 19.5). Ils sont donc totalement distincts des épines, qui proviennent de la transformation d'organes (voir 2e partie). Des cystolithes existent également dans les poils tecteurs du Houblon (*Humulus*) et du Chanvre (*Cannabis*).

Figure 19.4
Poils tecteurs: (a) d'Azalée, (b) de Chrysanthème, (c) de Kalanchoé, (d) de Géranium, (e) de Rose de Chine, (f) de Violette africaine, (g) d'Épiscia et (h) de Chanvre.

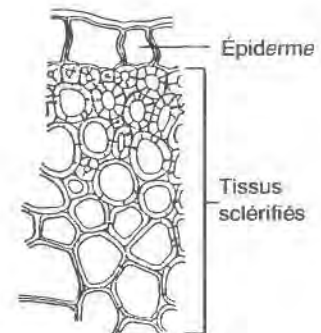


Figure 19.5
Coupe dans un aiguillon de Rosier montrant les cellules complètement sclérifiées.

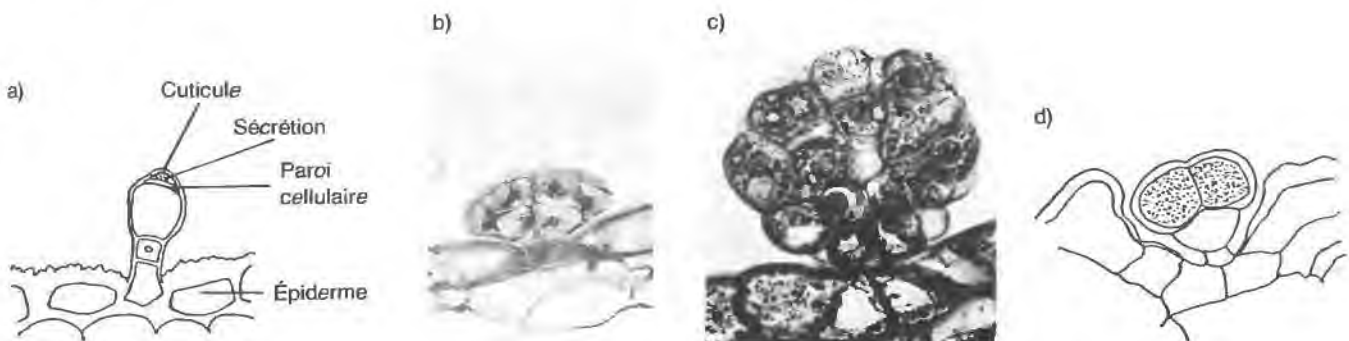


Figure 19.6
Poils sécréteurs: (a) de Menthe, (b) de Dionée, (c) de Silphium et (d) de Troëne.

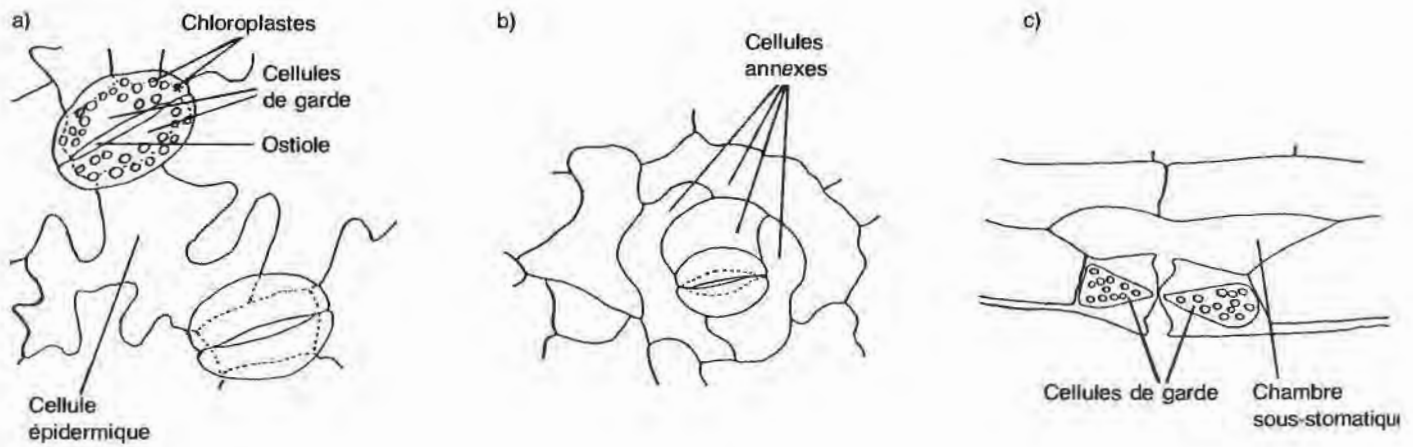


Figure 19.7
Stomates de Dicotylédones vus de face (a) chez la *Renoncule*, (b) chez l'*Azalée*, avec des cellules annexes, et (c) en coupe transversale chez l'*Hellébore*.

Les stomates

Ces formations présentes dans l'assise épidermique permettent les échanges entre les parties aériennes des plantes et leur milieu extérieur. La nature des échanges conduit à distinguer:

- les **stomates aérifères**, pour les échanges gazeux, y compris l'eau sous forme de vapeur,
- les **stomates aquifères**, par où des gouttelettes d'eau sont exsudées.

Les stomates aérifères

Vus de face (figures 19.7 et 19.8, b, c, d, e), ils sont constitués de deux cellules réniformes, les **cellules de garde**, dont la cloison commune est percée d'une ouverture réglable, l'**ostiole**, surmontant un espace dépourvu de cellules: la **chambre sous-stomatique**. Contrairement

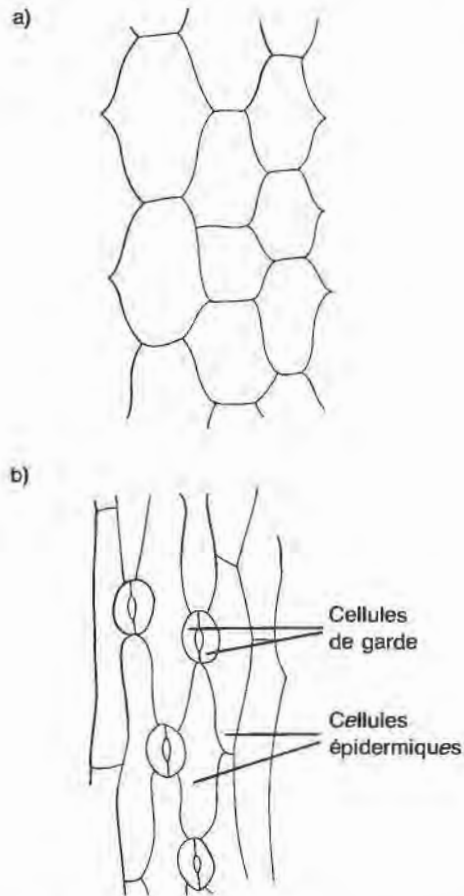
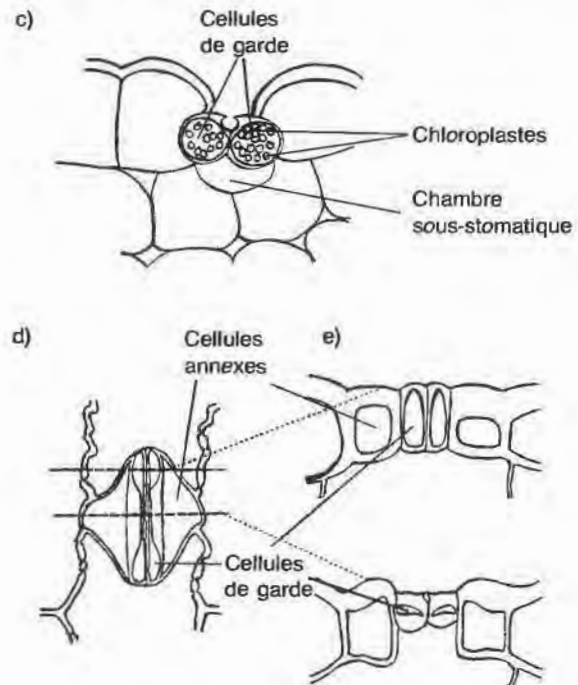


Figure 19.8
Stomates de Monocotylédones: (a) épiderme supérieur dépourvu de stomates et (b) épiderme inférieur de la feuille de *Phalangère* vus de face; (c) coupe anticline d'un stoma de *Phalangère*; (d) stoma de *Maïs* vu de face et (e) en coupe transversale à deux niveaux différents.



aux autres cellules épidermiques, les *cellules stomatiques possèdent des chloroplastes*. Leur paroi externe est cutinisée et la paroi bordant l'ostiole est inégalement épaissie et cutinisée: elle porte des crêtes qui permettent l'obturation complète de l'ostiole quand ses lèvres se rapprochent. Les parois communes aux cellules épidermiques voisines restent minces et celluloses.

En raison de cette structure, un accroissement de turgescence ouvre l'ostiole tandis qu'une turgescence faible entraîne sa fermeture.

Chez certaines espèces, les stomates sont pourvus de **cellules annexes** (figure 19.7, b) qui sont également chlorophylliennes.

Les stomates existent sur les tiges et les rameaux jeunes ainsi que sur les feuilles, les organes floraux et les fruits.

Sur les feuilles, ils sont répartis de façon variable.

- Dans les feuilles orientées verticalement, les *deux faces* reçoivent un éclaircissement égal et portent toutes deux des stomates; ces feuilles sont **amphistomatées**.

- Si l'éclaircissement est différent sur les deux faces (feuilles disposées horizontalement), les stomates existent presque exclusivement sur la *face inférieure* qui est la moins éclairée; ce sont des feuilles **hypostomatées** (figure 19.8, a et b).

- Sur les feuilles flottantes, les stomates ne sont présents que sur la *face supérieure*; ce sont des feuilles **épistomatées**.

Les *organes totalement immergés* (tiges, feuilles, fleurs) des plantes aquatiques sont *dépourvus de stomates*.

Généralement situés au *même niveau* que les autres cellules épidermiques, les stomates peuvent également *faire saillie* au-dessus de l'épiderme ou se situer à un niveau inférieur, dans des *sillons* (Pinacées) ou dans des *cryptes* (*Nerium oleander*, le Laurier-rose). Cette disposition réduit la transpiration et se rencontre surtout chez les **sclérophytes** (figure 19.9).

La densité des stomates par unité de surface foliaire varie selon les espèces et, à l'intérieur d'une même espèce, selon la partie d'organe envisagée, l'exposition de celui-ci et l'habitat de l'individu. Les indications sur le nombre moyen de stomates par mm² diffèrent sensiblement selon les auteurs; toutefois, ce nombre se situe entre 100 et 500 avec des valeurs extrêmes de 10 à 20 pour le minimum et de plus de 1000 pour le maximum. La surface d'un stomate est de l'ordre de un millièrme de mm² mais elle diffère également d'une espèce à l'autre.

Les stomates aquifères

Ces stomates (figure 19.10) *émettent des gouttelettes d'eau* (phénomène de **guttation**). L'ostiole, toujours ouvert, peut être bordé de cellules stomatiques non chlorophylliennes. Ces stomates sont de deux types selon que l'ostiole communique ou non avec le tissu conducteur. Dans le cas où cette communication existe, l'ostiole est relié au tissu conducteur par l'**épithème**; celui-ci est formé de petites cellules allongées, non chlorophylliennes, riches en eau et dont les parois restent minces. L'ensemble formé par le stomate, l'épithème et l'extrémité de la nervure constitue un **hydatode**.

Ces structures se rencontrent au niveau des *nectaires* (formations émettant de l'eau sucrée et du nectar), sur les *bords de certaines*

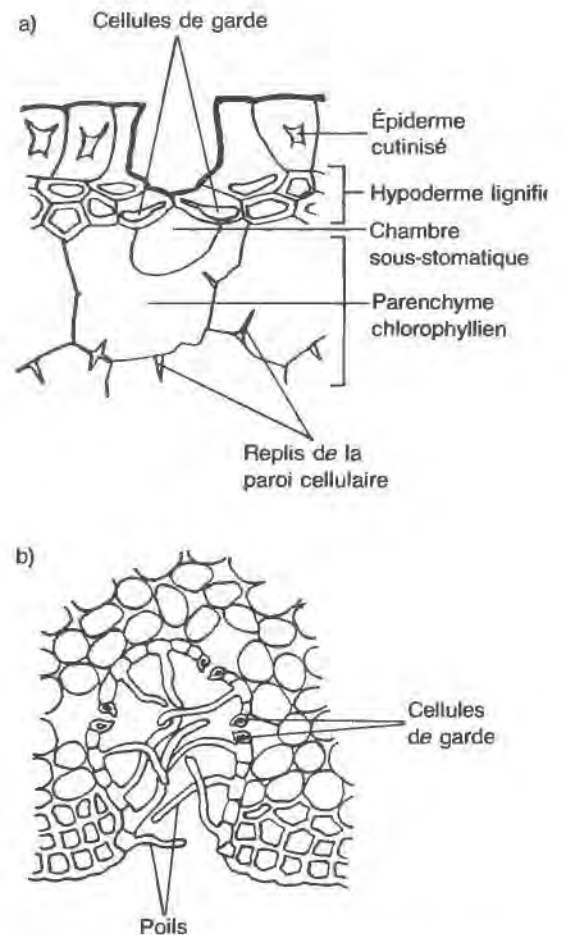


Figure 19.9
Exemples de disposition des stomates chez des sclérophytes: (a) le Pin, (b) le Laurier-rose.

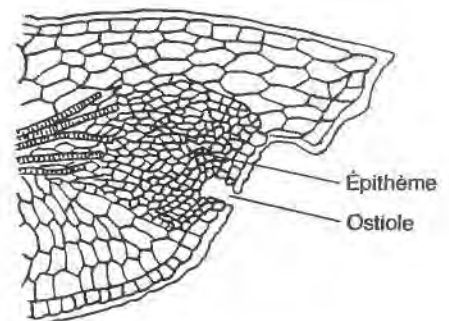


Figure 19.10
Structure d'un stomate aquifère.

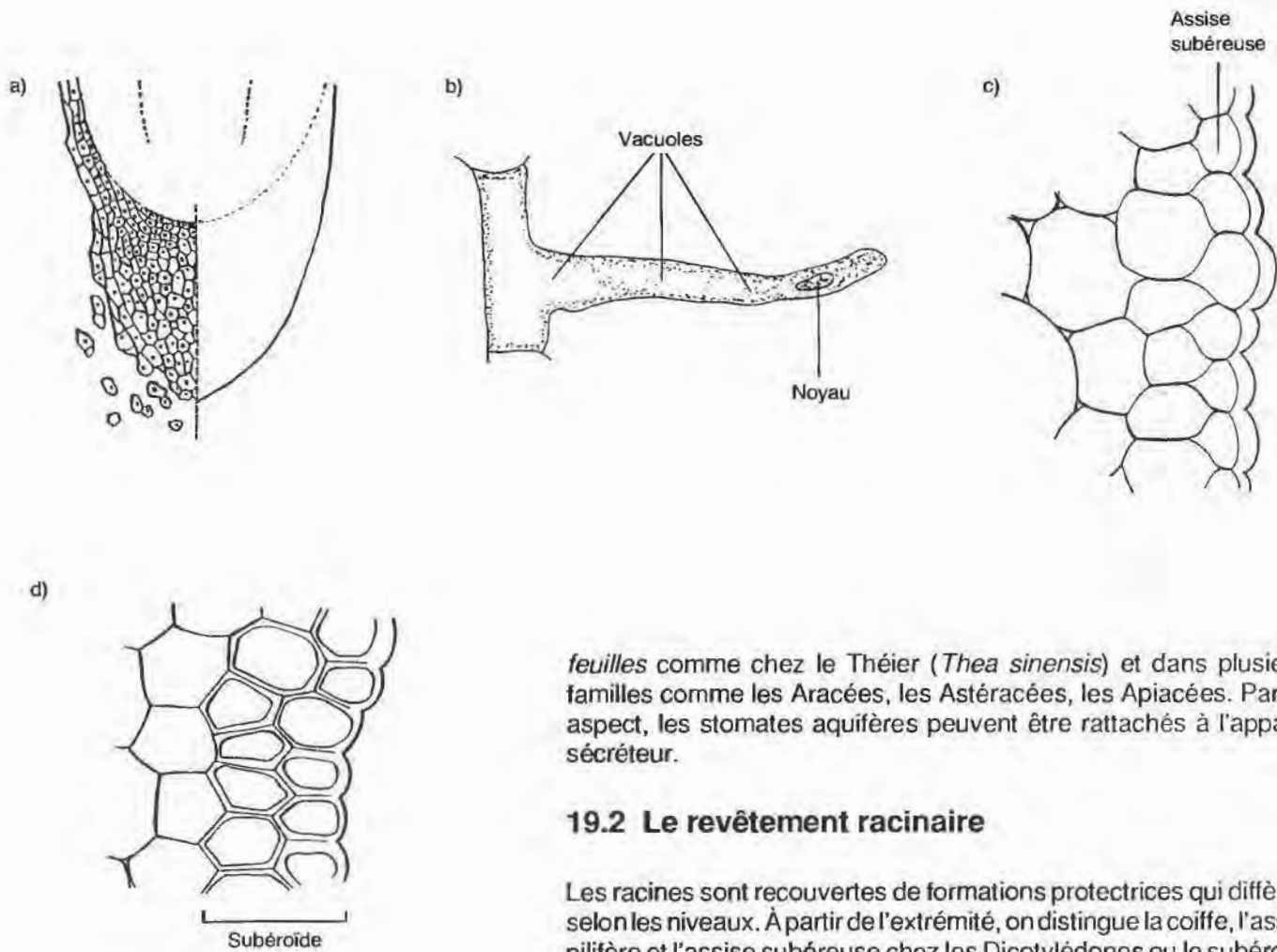


Figure 19.11

Le revêtement racinaire: (a) une coiffe de Dicotylédone, (b) détail d'un poil absorbant de Maïs; coupe transversale (c) de l'assise subéreuse chez la Renoncule (Dicotylédones) et (d) du subéroïde chez la Salsepareille (Monocotylédones).

feuilles comme chez le Théier (*Thea sinensis*) et dans plusieurs familles comme les Aracées, les Astéracées, les Apiacées. Par cet aspect, les stomates aquifères peuvent être rattachés à l'appareil sécréteur.

19.2 Le revêtement racinaire

Les racines sont recouvertes de formations protectrices qui diffèrent selon les niveaux. À partir de l'extrémité, on distingue la coiffe, l'assise pilifère et l'assise subéreuse chez les Dicotylédones ou le subéroïde chez les Monocotylédones.

La **coiffe** est un tissu de revêtement localisé à l'extrémité de la racine et entourant le méristème apical qu'il protège (figure 19.11, a). Elle est formée de cellules parenchymateuses qui élaborent de gros amyloplastes. Ceux-ci joueraient un rôle dans la **géopercption** ou **perception de la gravité** par la plante. Les cellules de la coiffe sécrètent en outre un abondant mucilage qui lubrifie le passage de la racine dans le sol. Enfin, elles se desquament et dégénèrent. Tissu de recouvrement, la coiffe remplit également plusieurs rôles importants reliés à la croissance de la racine.

Les gros amyloplastes de la coiffe nommés **statolithes** sont également présents dans les tissus périvasculaires de la tige. Contrairement aux autres amyloplastes, ils sont mobiles et sédimentent sur la paroi inférieure des cellules. Le mode d'action des statolithes dans la géopercption est encore inconnu. On croit cependant que la pression qu'ils exercent sur le contenu cellulaire et particulièrement sur le réticulum endoplasmique activerait certaines enzymes.

L'**assise pilifère** forme un manchon de cellules allongées en forme de poil (figure 19.11, b), contenant une grande vacuole et dont la longueur varie entre quelques millimètres et deux centimètres; le noyau se trouve généralement près de l'extrémité du poil. La paroi

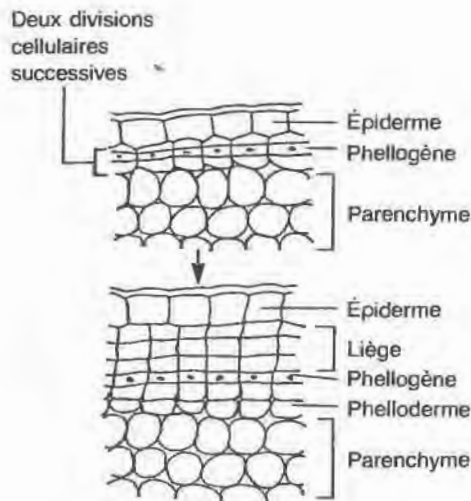


Figure 19.12
Schéma de la formation de l'assise subéro-phellodermique.

gélifiée du poil absorbant lui permet d'adhérer solidement aux particules du sol. Les cellules de cette assise sont unies aux autres cellules de l'assise pilifère par leur base.

Au-dessus de la zone à poils absorbants et après la chute de ceux-ci, l'**assise subéreuse** limite la racine vers l'extérieur. Elle est constituée de cellules mortes à paroi subérifiée (figure 19.11, c).

Propre aux Monocotylédones, le **subéroïde** joue dans ce groupe le même rôle que l'assise subéreuse des Dicotylédones. Il est formé de plusieurs couches de cellules à parois subérifiées et, le plus souvent, épaissies (figure 19.11, d).

19.3 Le liège

Le **liège** se distingue des autres tissus de revêtement par son *origine secondaire*. Présent seulement chez les Gymnospermes et les Dicotylédones possédant des structures secondaires, il provient de la différenciation de cellules produites vers l'extérieur par le *phellogène* (figures 19.12 et 19.13).

Le liège est reconnaissable à ses cellules mortes, amériques, disposées en files radiales, et à parois subérifiées, minces ou épaisses (figure 19.14). Il empêche pratiquement les échanges gazeux avec l'extérieur mais il est interrompu de place en place par des **lenticelles**, plages faisant saillie à la surface de la tige ou de la racine (figure 19.15). Au niveau de ces plages qui se développent souvent à proximité des stomates, les cellules externes formées par l'assise subéro-phellodermique s'arrondissent, deviennent méatiques, se subérifient et meurent. Les nombreux méats ainsi produits rendent possibles les échanges gazeux entre l'intérieur et l'extérieur de l'organe. Le rôle des lenticelles est donc comparable à celui des stomates dans les structures primaires mais *les échanges n'y sont pas réglables*.

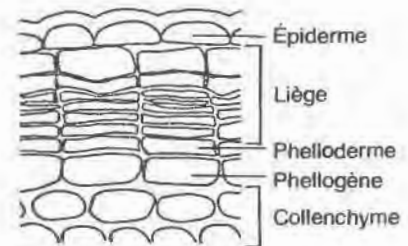


Figure 19.13
Périoderme d'une tige de Tilleul.

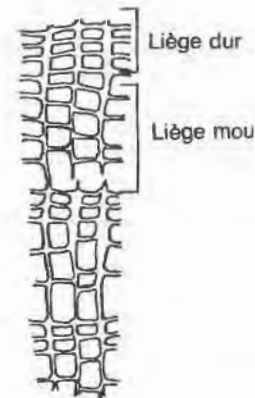


Figure 19.14
Liège mou et liège dur chez le Bouleau blanc.

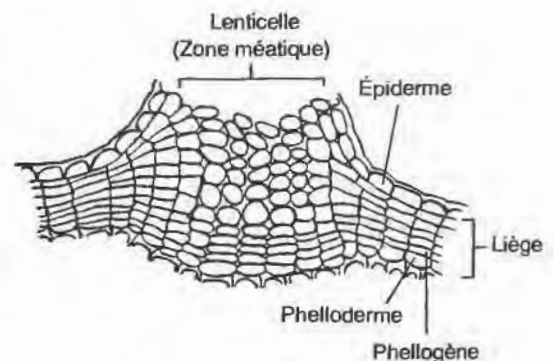


Figure 19.15
Lenticelle de Sureau.

Les lenticelles peuvent être observées sur l'écorce de nombreux arbres dont le Saule (*Salix*), le Sureau (*Sambucus*), le Bouleau (*Betula*), l'Avocatier (*Persea*).

guide d'étude

Définir ou décrire

19.1 épiderme

- stomate
- poil
- poil tecteur
- poil sécréteur
- pigment caroténoïde
- flavone
- anthocyane
- cuticule
- couche cuticulaire
- couche cellulosique
- cire
- silice
- carbonate de calcium
- cystolithe
- hypoderme
- papille
- trichome
- poil tecteur
- aiguillon
- poil sécréteur
- stomate aérifère
- cellule de garde
- ostiole
- chambre sous-stomatique
- cellule annexe
- feuille amphistomatée
- feuille hypostomatée
- feuille épistomatée
- stomate aquifère
- guttation
- épithème
- hydatode
- nectaire

19.2 coiffe

- géoperception
- statolithe
- assise pilifère
- assise subéreuse
- subéroïde

19.3 liège

- lenticelle

Quelques questions

Quel est le rôle de l'épiderme?

Quelle est la structure des cellules épidermiques?

Quelle est l'origine des poils?

Comparer la structure et le rôle des poils tecteurs avec ceux des poils sécréteurs.

Quel est le rôle des stomates aérifères?

Quelle est la structure des stomates aérifères?

Quelle est la répartition des stomates aérifères sur les feuilles?

Quelle est l'organisation des stomates aquifères?

Quel est le rôle des stomates aquifères?

Comparer les rôles des stomates aérifères et des lenticelles?

Vérifier l'exactitude scientifique de l'adage "il n'y a pas de rose (Rosier) sans épines".

Quelle est la structure cellulaire des poils absorbants?

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

La forme des cellules épidermiques et la nervation des feuilles peuvent en général renseigner sur l'appartenance systématique des végétaux.

La cuticule est une assise cellulaire qui recouvre certains organes aériens des végétaux.

La forme des poils constitue parfois un caractère systématique.

Les poils tecteurs sont toujours unicellulaires; les poils absorbants sont toujours pluricellulaires.

Contrairement aux autres cellules épidermiques, les cellules stomatiques contiennent des chloroplastes.

Chez les sclérophytes, les stomates font saillie au-dessus de l'épiderme.

Dans les formations secondaires, les lenticelles ont un rôle en tous points identique à celui des stomates dans les structures primaires.

Les stomates aquifères sont fréquents chez les plantes aquatiques.

Des stomates peuvent être présents dans l'assise subéreuse.

Le subéroïde et le suber sont des tissus secondaires qui jouent chez les Dicotylédones et les Gymnospermes le même rôle que l'assise subéreuse chez les Monocotylédones.

l'appareil sécréteur ou excréteur

Cet appareil comprend des formations diverses, cellules ou tissus, qui produisent des substances chimiques élaborées par le métabolisme normal de la plante mais généralement considérées comme des *produits de déchet ou d'excrétion*, c'est-à-dire définitivement éliminées du cycle métabolique et qui ne sont plus utiles à la plante. Certaines d'entre elles, comme les hétérosides, pourraient cependant jouer un rôle de réserve.

Dans cette étude ne seront envisagées que les *formations morphologiquement différenciées*. Elles sont de deux types :

- les **cellules sécrétrices**, les **cellules à essence** ou à **résine** et les **laticifères** qui conservent leurs sécrétions dans la cavité cellulaire;
- les **poches sécrétrices** et les **canaux sécréteurs** qui reçoivent et accumulent les substances élaborées par les cellules qui les bordent.

20.1. Les cellules sécrétrices

Les cellules sécrétrices isolées se rencontrent dans l'épiderme et dans les tissus plus profonds. Ce sont certaines *cellules épidermiques* de tiges, de feuilles (*Lavandula*, la Lavande; *Pelargonium*), de pétales (*Viola*, la Violette) et d'écaillés. Elles diffèrent des autres cellules épidermiques par leur taille plus petite et par l'absence fréquente de cutine dans leurs parois. Parfois aussi, ces cellules épidermiques sont saillantes, en forme de papille comme dans les pétales de rose (figure 19.3).

Les *poils sécréteurs* (déjà mentionnés dans les tissus de revêtement, figure 19.6) ont une forme très variable. L'essence exsudée du cytoplasme *s'accumule dans la paroi externe de la cellule*, sous la cuticule qu'elle distend. Par contre, chez l'Ortie (*Urtica*) (figure 20.1), les substances sécrétées demeurent en solution dans le *suc vacuolaire*.

Les **poils urticants** de l'Ortie ont une structure particulière. Ils comportent une seule grande cellule dont la base renflée est abritée dans une protubérance pluricellulaire de l'épiderme. Leur extrémité se termine par un très petit bourrelet latéral. La paroi étant minéralisée, cette extrémité se casse facilement suivant une ligne oblique de moindre résistance. Quoique brisé, le poil reste donc piquant, comme l'aiguille d'une seringue hypodermique, et libère le liquide vacuolaire irritant dans l'objet piqué.



Figure 20.1
(a) Sommité fleurie et (b) poil urticant d'Ortie.

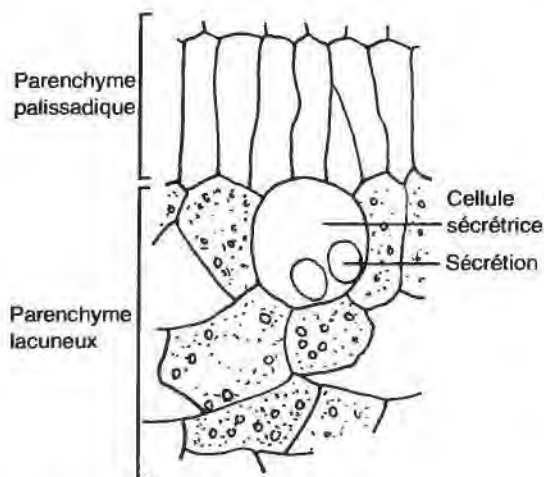


Figure 20.2
Cellule sécrétrice interne dans une feuille de Laurier.

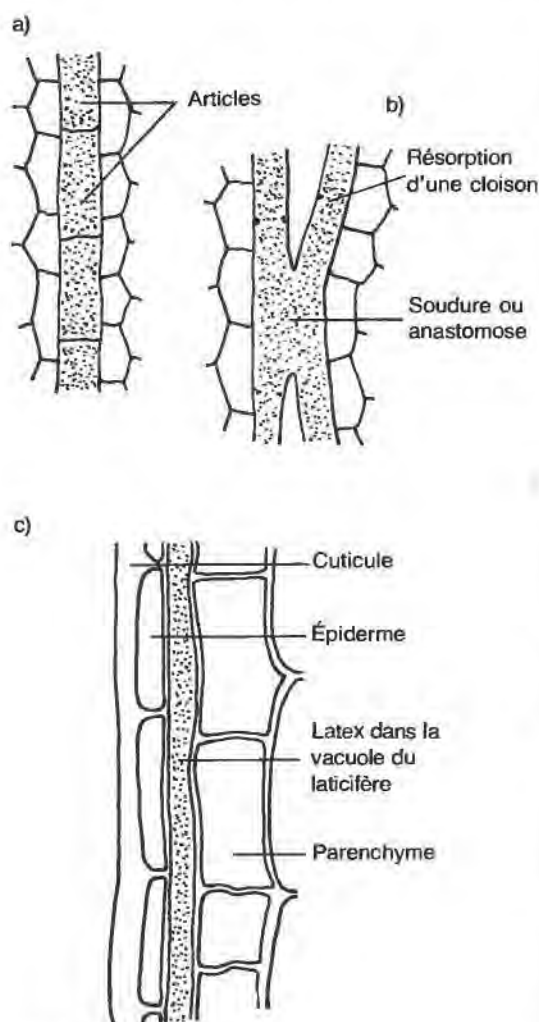


Figure 20.3
Coupes longitudinales dans les principaux types de laticifères: (a) laticifère articulé, (b) laticifère articulé anastomosé, (c) laticifère vrai d'une tige d'Euphorbe.

Les **cellules sécrétrices internes** (figure 20.2) sont localisées dans les différentes régions ou tissus. Caractéristiques d'une famille donnée, elles se distinguent des cellules voisines par leur *contenu* (colorable par des réactifs adéquats), leur *grande taille* et une *paroi plus épaisse*.

Parmi les **essences** sécrétées par les végétaux, certaines sont utilisées en parfumerie (essence de rose, de lavande, etc.) ou en pharmacie (camphre, etc.), d'autres, comme arômes alimentaires (thym, cannelle, anis, menthe, etc.).

20.2 Les laticifères

Tous les laticifères sont des formations groupant des *éléments vivants* à cytoplasme pariétal limitant une grande vacuole centrale dans laquelle le **latex** (mélange de substances variées, tanins, alcaloïdes, protides, etc.) est à l'état d'*émulsion huileuse* colorée ou presque incolore.

Le latex de *Papaver somniferum* (le Pavot à opium) ne contient pas moins de 25 alcaloïdes différents.

Les laticifères présentent une section presque circulaire et une paroi cellulosique épaissie et réfringente.

Fréquents dans le phloème et les parenchymes avoisinants, les laticifères peuvent également être reliés aux formations vasculaires. Parfois aussi, ils s'étendent à toutes les parties de la plante.

Les différents laticifères se distinguent d'après leur origine et leur organisation à l'état différencié (figure 20.3).

Les **cellules à latex** sont assez courtes et dispersées dans certains parenchymes et le phloème de certaines plantes.

Les **laticifères articulés** sont des *files de cellules* dont chacune constitue un **article**, *élément d'une entité constituée de cellules contenant chacune plusieurs noyaux*. Les parois séparant chaque article peuvent, selon les cas, persister ou se résorber plus ou moins complètement (figure 20.3, a). Ces laticifères peuvent rester *indépendants* l'un de l'autre. Ils peuvent aussi *fusionner en un véritable réseau* dans le cas des **laticifères articulés anastomosés** (figure 20.3, b), dont les éléments communiquent entre eux en certains points.

Les laticifères articulés se rencontrent chez la Chélidoine (*Chelidonium*), dans les genres *Allium* (l'Ail et l'Oignon), *Convolvulus* (le Liseron), *Musa* (le Bananier), etc. Certaines Papavéracées dont le Pavot à opium (*Papaver somniferum*), l'Hévéa ainsi que des Astéracées Liguliflores (Lactucoidées), dont *Taraxacum* (le Pissenlit), *Lactuca* (la Laitue), etc., possèdent des laticifères articulés anastomosés.

Les **laticifères vrais** proviennent de *cellules identifiables dès un stade embryonnaire précoce*. Ils s'allongent et se ramifient généralement dans la plante sans jamais s'anastomoser avec d'autres cellules identiques et sans jamais se cloisonner (figure 20.3 c). Ce sont des **cénocytes**, entités formées d'une seule cellule multinucléée dont les noyaux se multiplient au sommet des ramifications par des mitoses non suivies de cloisonnement cellulaire.

Des laticifères vrais non ramifiés se rencontrent notamment chez *Vinca* (la Pervenche), *Urtica* (l'Ortie) et *Cannabis* (le Chanvre) alors que *Euphorbia* (l'Euphorbe), *Asclepias* (l'Asclépiade) et *Ficus* (le Figuier) possèdent des laticifères vrais ramifiés.

Des exemples ci-dessus, il ressort que tous les représentants d'une famille ne possèdent pas nécessairement le même type de laticifères. Tel est le cas des genres *Hevea* et *Euphorbia*, tous deux de la famille des Euphorbiacées, des genres *Chelidonium* et *Papaver* de la famille des Papavéracées, des genres *Vinca* et *Nerium* de la famille des Apocynacées. Certaines Asclépiadacées développent même deux types de laticifères chez la même espèce.

Les plantes à latex ont un *grand intérêt* en raison des substances variées qui peuvent en être extraites, notamment le *caoutchouc naturel* qui est un composé terpénique $(C_5H_8)_n$. Signalé dans 1800 espèces végétales, dont *Asclepias syriaca* (l'Asclépiade) et certaines espèces de *Taraxacum* (le Pissenlit), le caoutchouc naturel est surtout extrait d'*Hevea brasiliensis* (famille des Euphorbiacées) dont l'importance économique et stratégique a été démontrée plus d'une fois au cours de l'Histoire.

Les *tubes à myrosine* (ou *myrosinase*, enzyme hydrolysant les hétérosides sulfurés) chez les Brassicacées présentent certaines analogies structurales avec les laticifères ramifiés mais ne contiennent pas de latex.

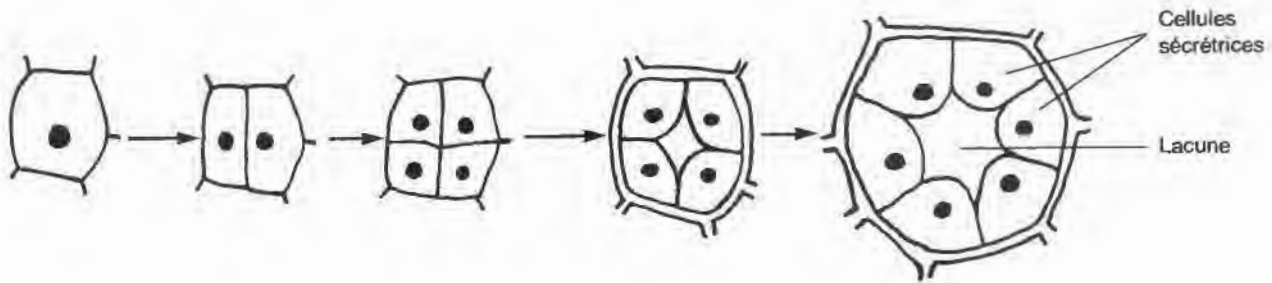


Figure 20.4
Schéma de la formation d'une poche schizogène.

20.3 Poches sécrétrices et canaux sécréteurs

Les deux types de poches sécrétrices se distinguent d'après leur mode de formation.

Les **poches schizogènes** (figures 20.4 et 20.5) proviennent d'une cellule parenchymateuse se divisant en quatre par deux cloisonnements successifs perpendiculaires l'un à l'autre. Un méat central se forme et s'agrandit à mesure que les cellules de paroi se multiplient par des cloisons radiales. L'essence sécrétée par les cellules se déverse dans la poche.

Ces structures existent notamment chez les Myrtacées, dont le Giroflier (*Eugenia*) producteur du clou de girofle, dans les genres *Eucalyptus* et *Hypericum* (le Millepertuis) ainsi que dans plusieurs familles de Gymnospermes.

Dans les poches **schizolysigènes** (figure 20.6), les débuts de la formation sont identiques à ceux des poches schizogènes. Les cellules se divisent ensuite tangentielle-ment: les plus internes se désagrègent et les poches contiennent un mélange de produits de

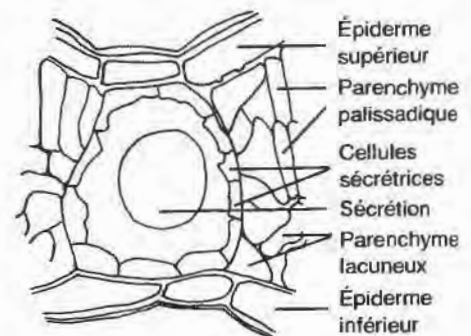


Figure 20.5
Poche sécrétrice de feuille de Millepertuis.

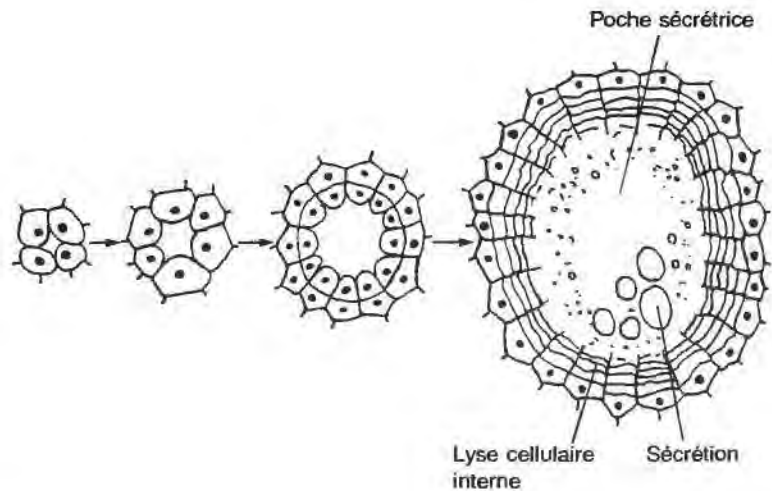


Figure 20.6
Schéma de la formation d'une poche schizolysigène.

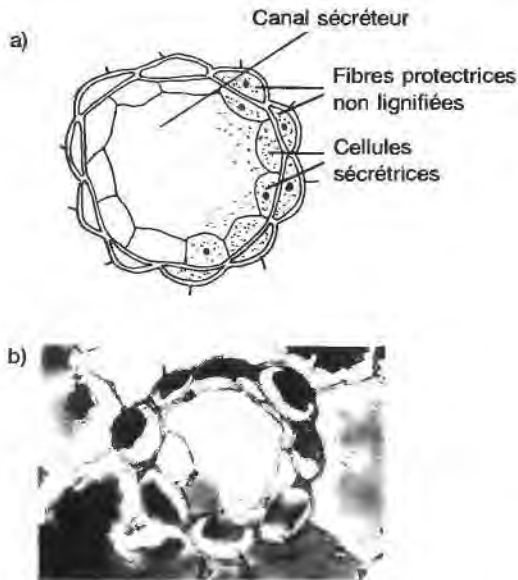


Figure 20.7
Canal sécréteur d'une feuille de Pin vu en coupe transversale.

sécrétion et de débris cellulaires. Ces poches sont bien visibles dans le péricarpe (pelure) des agrumes (orange, citron, pamplemousse, etc.).

Les **canaux sécréteurs** (figure 20.7) sont en quelque sorte des poches sécrétrices très allongées. Ils se forment habituellement selon le mode schizogène mais, dans ce cas, le processus de formation intéresse *une file de cellules superposées*. Ces canaux sont souvent protégés par une assise de tissus de soutien. En coupe transversale, le canal ressemble à une poche sécrétrice de faible diamètre entourée de deux assises de cellules; en coupe longitudinale, chaque côté de la cavité centrale apparaît bordé par deux files de cellules.

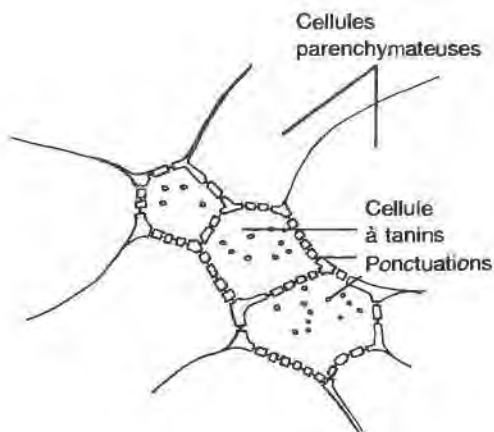
Les canaux sécréteurs existent dans de nombreuses familles de Gymnospermes (Ginkgoacées, Pinacées), chez quelques Aracées (*Philodendron*), dans la famille des Térébinthacées, des Apiacées, des Araliacées et chez les Astéracées Radiées (Anthémidées) comme la Marguerite (*Chrysanthemum*).

Dans le cas du *Copaïfera* (le Copaïer) de la famille des Césalpiniacées, les canaux sécréteurs apparaissent dans le bois jeune; les cellules du parenchyme ligneux s'écartent et déversent leur sécrétion dans le méat. Les canaux s'anastomosent dans le bois de l'année seulement. Un nouveau réseau se forme annuellement.

20.4 Les tanifères ou tannifères

Les tanifères sont des cellules spéciales qui produisent les **tanins** (ou tannins). Ces substances sont *très répandues chez les végétaux* où la plupart des espèces en élaborent au moins de petites quantités. Les tanins sont accumulés dans le *suc vacuolaire* et souvent associés aux hétérosides et aux alcaloïdes. La localisation et le groupement des tanifères varient d'une espèce à l'autre (figure 20.8).

Figure 20.8
Tanifères de la moelle d'une tige de Rosier.



Les tanins sont des composés aromatiques possédant des fonctions phénoliques et souvent acides; dotés de propriétés réductrices, ils sont très facilement oxydables et solubles dans l'eau.

20.5 Produits végétaux et économie

Les chapitres précédents et particulièrement celui de l'Histologie ont permis d'entrevoir l'importance des Spermatophytes et des produits qui en dérivent dans l'alimentation, la vie et le bien-être des sociétés humaines.

De nombreuses substances élaborées par ces végétaux revêtent également une *grande importance économique*, tels le caoutchouc, les parfums, les additifs alimentaires ainsi que les médicaments. Utilisés soit par la médecine académique soit par la médecine traditionnelle dans les régions où l'implantation de la première est limitée, les trois-quarts des médicaments tireraient directement leur origine des plantes.

La culture et la récolte de nombreuses espèces, notamment des espèces céréalières, leur transformation ou celle de certaines de leur parties constituent le support économique principal ou d'appoint d'un grand nombre de régions. À ces activités viennent s'en greffer d'autres comme les industries de la machinerie agricole et du transport, parfois sur de longues distances, de ces matières premières vers les sites de transformation ou de consommation.

Les problèmes liés à l'éloignement, à la difficulté d'accès aux sources d'approvisionnement, au caractère saisonnier de la production de certaines espèces, au prix de revient élevé ainsi que le problème posé par la substitution de nouvelles cultures à celles des plantes vivrières locales dans les pays tropicaux ont incité à rechercher la synthèse par voie chimique de nombreuses substances élaborées par les plantes. Certaines tentatives furent couronnées de succès, d'autres rencontrèrent soit l'échec soit des problèmes importants liés à la longueur de l'opération ou au caractère trop onéreux de cette dernière. Actuellement, de nouvelles tentatives sont réalisées pour obtenir ces substances par la biotechnologie. La méthode utilisée pour les bactéries a été étendue aux végétaux. La production de ces substances a été essayée à partir de cultures de cellules des espèces concernées mises en bioréacteurs. Dans plusieurs cas, la méthode s'est avérée fructueuse, dans d'autres, des difficultés persistent. Pour beaucoup de plantes, des études sont encore en cours. Le choix du consommateur s'orientant actuellement vers des produits naturels, cette méthode de production paraît pleine d'avenir. Dans cette perspective, la culture de cellules de la racine de *Lithospermum erythrorhizon* permet déjà la production industrielle de shikonine, un colorant rouge utilisé dans certains rouges à lèvres.

guide d'étude

Définir ou décrire

- cellule sécrétrice
- cellule à essence
- cellule à résine
- laticifère
- poche sécrétrice
- canal sécréteur

20.1 poil urticant

20.2 laticifère

- latex
- cellule à latex
- laticifère articulé
- article

laticifère articulé anastomosé
laticifère vrai
cénocyte

20.3 poche sécrétrice
poche schizogène
poche schizolysigène
canal sécréteur

20.4 tanifère ou tannifère
tanin ou tannin

Quelques questions

Quel est le rôle des substances sécrétées chez les végétaux?

Quels sont les différents types de formations sécrétrices chez les Spermatophytes?

Décrire l'organisation des différents types de laticifères.

Quelle est l'importance économique du latex?

Quelle est la morphologie des canaux sécréteurs?

Comment se forment les différents types de poches sécrétrices?

Les poches sécrétrices et les canaux sécréteurs ont-ils une structure cellulaire, cénocytaire ou articulaire?

pour en savoir plus...

Sur l'histologie des Spermatophytes

CAMEFORT, H. (1977) *Morphologie des Végétaux vasculaires. Cytologie, Anatomie, Adaptations*. Doin, Paris.

ESAU, K. (1960) *Anatomy of Seed Plants*. John Wiley & sons, New York.

ESAU, K. (1967) *Plant anatomy*. John Wiley & sons, New York.

Sur les substances chimiques d'origine végétale

DEBELMAS, A. M. ET DELAVEAU, P. (1977) *Guide des plantes dangereuses*. Maloine, Paris.

DELAVEAU, P. (1974) *Plantes agressives et poisons végétaux*. Collection "La plante et l'homme". Horizons de France, Paris.

Sur les cultures de cellules et la production de substances chimiques d'origine végétale

GADEN, E. (1981) Les méthodes de production en microbiologie industrielle. *Pour la Science*. Novembre 106-118.

LANGLEY-DANYSZ, P. (1987) La biotechnologie des additifs alimentaires. *La Recherche*. 18 (188): 634-642.

PÉTIARD, V. ET BARIAUD-FONTANEL, A. (1987) La culture des cellules végétales. *La Recherche*. 18 (188): 602-608.

RAGAI, K. I (1983) Production de substances chimiques spéciales par la culture *in vitro*: Conséquences et déviations métaboliques. *Rev. Can. Biol. Exptl.* 42 (1):13-18.

TISDALL, P. (1985) Au seuil d'une ère nouvelle. *Dimension Science*. 3: 25-31.

anatomie

CHAPITRE 21 LA RACINE 247

- 21.1 La racine des Dicotylédones 247
- 21.2 La racine des Gymnospermes 252
- 21.3 La racine des Monocotylédones 253
- 21.4 Structures particulières 255
- Guide d'étude 256

CHAPITRE 22 LA TIGE 259

- 22.1 La tige des Dicotylédones et des Gymnospermes 259
- 22.2 La tige des Monocotylédones 265
- 22.3 Structures particulières 267
- 22.4 Collet, hypocotyle, épicotyle 269
- Guide d'étude 270

CHAPITRE 23 LA FEUILLE 273

- 23.1 La feuille des Dicotylédones 273
- 23.2 La feuille des Monocotylédones 277
- 23.3 La feuille des Gymnospermes 278
- 23.4 Adaptations 279
- Guide d'étude 280

L' **anatomie** est l'étude des structures internes, primaires et secondaires, des différents organes ainsi que de leurs modifications ou adaptations. Les différents tissus y sont notamment envisagés dans leur position respective et leurs relations réciproques. Les signes conventionnels utilisés dans la représentation graphique des tissus apparaissent au tableau 21.1.

L'anatomie et l'organogenèse tirent leurs informations à la fois de l'étude de coupes longitudinales et transversales des organes qui, toutes deux, apportent des informations complémentaires.

Les coupes longitudinales, surtout les coupes axiales, mettent en évidence l'évolution progressive des structures depuis le stade méristématique des tissus apicaux jusqu'aux régions complètement différenciées. Elles font ressortir la *dynamique de la croissance* et le *caractère progressif de la différenciation*. Les renseignements ainsi obtenus sont complétés par l'examen d'une série de coupes transversales effectuées à des niveaux de plus en plus éloignés de l'apex et qui, considérées individuellement, fournissent pour chaque niveau une vue d'ensemble sur la structure de l'organe, la position et l'importance respectives des tissus.

la racine

L'organisation anatomique de la racine *varie sensiblement selon les groupes systématiques*. Les racines des Dicotylédones et des Gymnospermes présentent une structure anatomique très homogène, n'offrant entre elles que des différences mineures. Chez les Monocotylédones, la structure anatomique des racines a des points communs avec celle des deux groupes précédents mais elle en diffère nettement par d'autres aspects.

21.1 La racine des Dicotylédones

Les structures primaires

Examen d'une coupe longitudinale axiale

Cette coupe met en évidence plusieurs formations à partir de l'apex de la racine (figure 21.1, a).

La **coiffe** est constituée de petites cellules vivant longtemps et disposées de façon variable (figure 19.11, a). Ses assises sont plus nombreuses au centre que sur les côtés. Jouant un rôle protecteur à l'égard du méristème apical, ce tissu s'exfolie vers l'extérieur tandis que de nouvelles cellules sont produites dans les régions centrales.

En position subterminale et protégé par la coiffe, se trouve le **centre quiescent** de la racine formé de cellules méristématiques mais ne se divisant que peu ou même pas du tout (figure 21.1, a).

La **zone méristématique**, siège d'une activité mitotique élevée, lui succède.

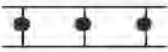
La **zone d'élongation** est caractérisée par:

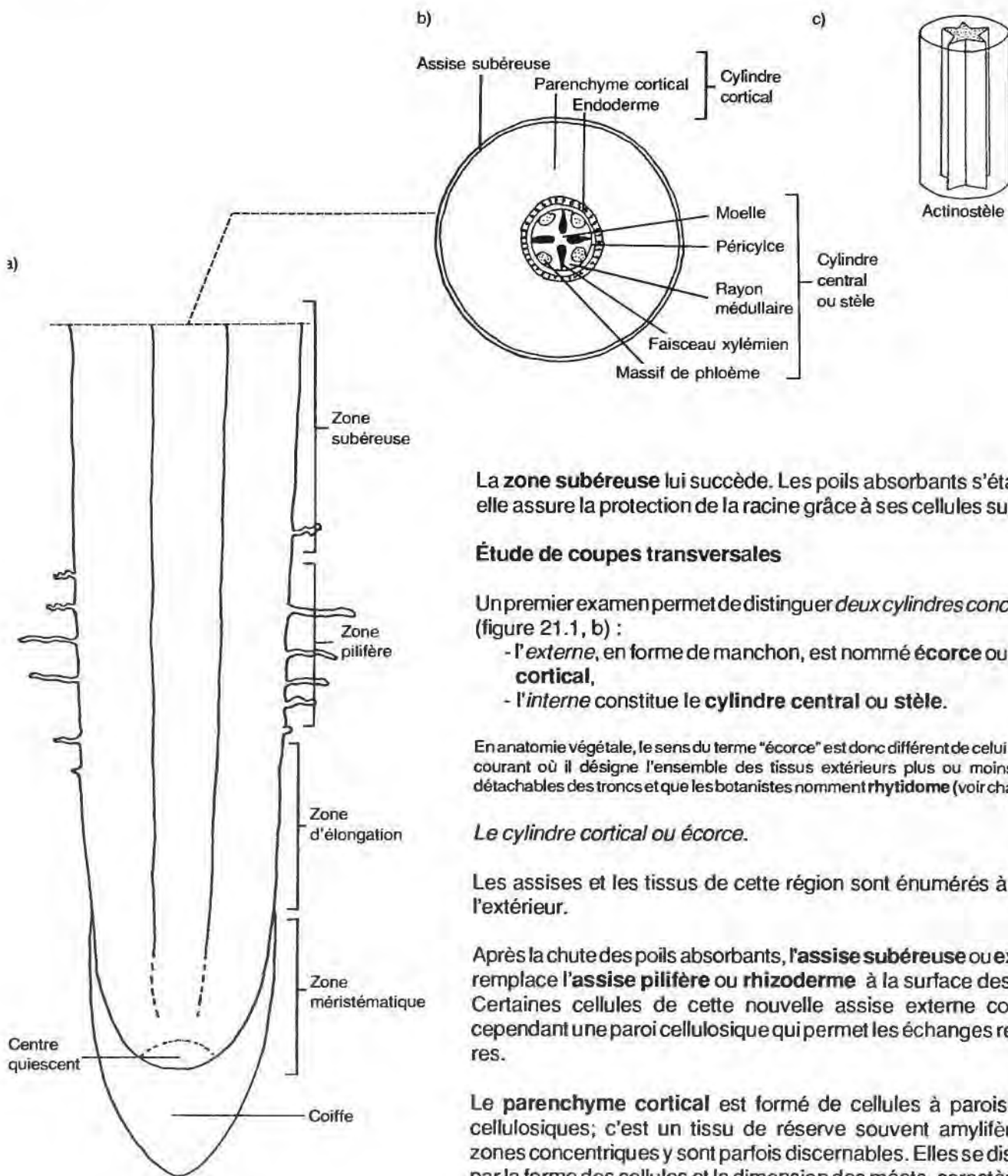
- l'élongation et une vacuolisation progressive des cellules,
- la formation de deux zones concentriques, l'une externe, le **cylindre cortical** ou **écorce**, l'autre interne, le **cylindre central** ou **stèle**, où apparaîtront successivement le **protophloème** et le **protoxylème**.

La **zone pilifère** est caractérisée par la formation et la présence de poils absorbants.

Tableau 21.1

Représentation conventionnelle des tissus utilisée dans l'étude de l'anatomie.

	assises génératrices
	suber
	parenchymes
	collenchyme
	sclérenchyme
	phloème primaire
	phloème secondaire
	xylème primaire
	xylème secondaire
	poche ou cellule sécrétrice
	canal sécréteur
	à cadre
	en fer à cheval
} endodermes	



La **zone subéreuse** lui succède. Les poils absorbants s'étant flétris, elle assure la protection de la racine grâce à ses cellules subérisées.

Étude de coupes transversales

Un premier examen permet de distinguer *deux cylindres concentriques* (figure 21.1, b) :

- l'*externe*, en forme de manchon, est nommé **écorce** ou **cylindre cortical**,
- l'*interne* constitue le **cylindre central** ou **stèle**.

En anatomie végétale, le sens du terme "écorce" est donc différent de celui du langage courant où il désigne l'ensemble des tissus extérieurs plus ou moins aisément détachables des troncs et que les botanistes nomment **rhytidome** (voir chapitre 22.1).

Le cylindre cortical ou écorce.

Les assises et les tissus de cette région sont énumérés à partir de l'extérieur.

Après la chute des poils absorbants, l'**assise subéreuse** ou **exoderme** remplace l'**assise pilifère** ou **rhizoderme** à la surface des racines. Certaines cellules de cette nouvelle assise externe conservent cependant une paroi cellulosique qui permet les échanges respiratoires.

Le **parenchyme cortical** est formé de cellules à parois minces, cellulosiques; c'est un tissu de réserve souvent amylofère. Deux zones concentriques y sont parfois discernables. Elles se distinguent par la forme des cellules et la dimension des méats, caractères liés au cloisonnement respectivement centrifuge de la partie externe et centripète de la partie interne.

L'**endoderme** (figure 21.2) est un anneau améatique à assise unique, constituant l'assise la plus profonde du cylindre cortical. Ses cellules ont la forme de parallépipèdes-rectangles. Leurs parois externes et

Figure 21.1

Schéma de la structure anatomique primaire de la racine des Dicotylédones: (a) coupe longitudinale, (b) coupe transversale; (c) l'actinostèle caractéristique de la racine.

internes restent cellulotiques mais les parois radiales acquièrent un paississement en forme de cadre *subérifié* et *lignifié* appelé **bandes de Caspary** (figure 21.3). Au niveau de ce cadre, le cytoplasme adhère tellement à la paroi squelettique qu'il ne s'en détache pas lors de la **plasmolyse** (figure 21.4). Cette caractéristique des cellules endodermiques a une grande importance dans la physiologie de la plante.

La **plasmolyse** est la contraction du contenu cellulaire qui se sépare de la paroi squelettique lorsque la cellule est placée dans un milieu plus concentré (hypertonique) que le milieu cellulaire.

Chez la plupart des Gymnospermes et des Dicotylédones, cette structure de l'endoderme, acquise au niveau de l'assise pilifère, est définitive; elle persiste *pendant toute la vie de la plante*.

Dans certains cas, comme chez la Renoncule (*Ranunculus*), la plupart des cellules endodermiques subissent un épaississement secondaire de la paroi qui cache l'endoderme (figure 21.5, c).

Le cylindre central ou la stèle

La **stèle** est l'ensemble du xylème et du phloème, associé ou non à d'autres tissus, formant la partie centrale des axes et plus couramment appelé le cylindre central.

Dans la racine, le cylindre central est constitué de parenchyme fondamental dans lequel se trouvent, *séparés l'un de l'autre et alternant entre eux*, des massifs de phloème et des faisceaux xylémiens (figures 21.1, b et 21.5, a, b, c).

Les différentes structures relevées sont le péricycle, la moelle, les rayons médullaires, les massifs phloémiens et les faisceaux de xylème.

Le **péricycle**, assise externe améatique de ce parenchyme central, est situé contre l'endoderme améatique. Habituellement formé d'une assise unique, ses cloisons radiales *alternent* avec celles des cellules endodermiques (figures 21.2 et 21.5, b, c).

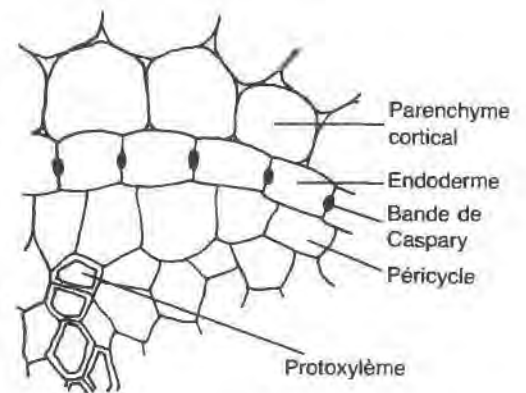


Figure 21.2
Localisation et structure de l'endoderme dans une coupe transversale de racine de Ficaire.

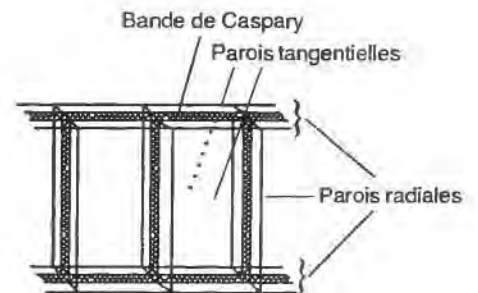


Figure 21.3
Schéma de la structure de l'endoderme vue en perspective dans une coupe tangentielle de racine (les parois tangentielles sont parallèles au plan de la page).

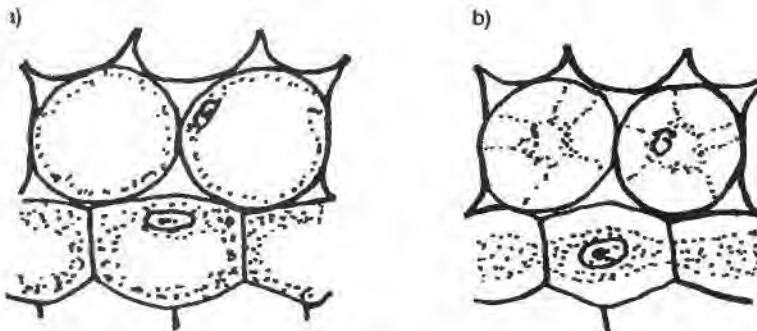


Figure 21.4
Action comparée de la plasmolyse sur l'endoderme et le parenchyme: (a) cellules turgescentes, (b) cellules plasmolysées.

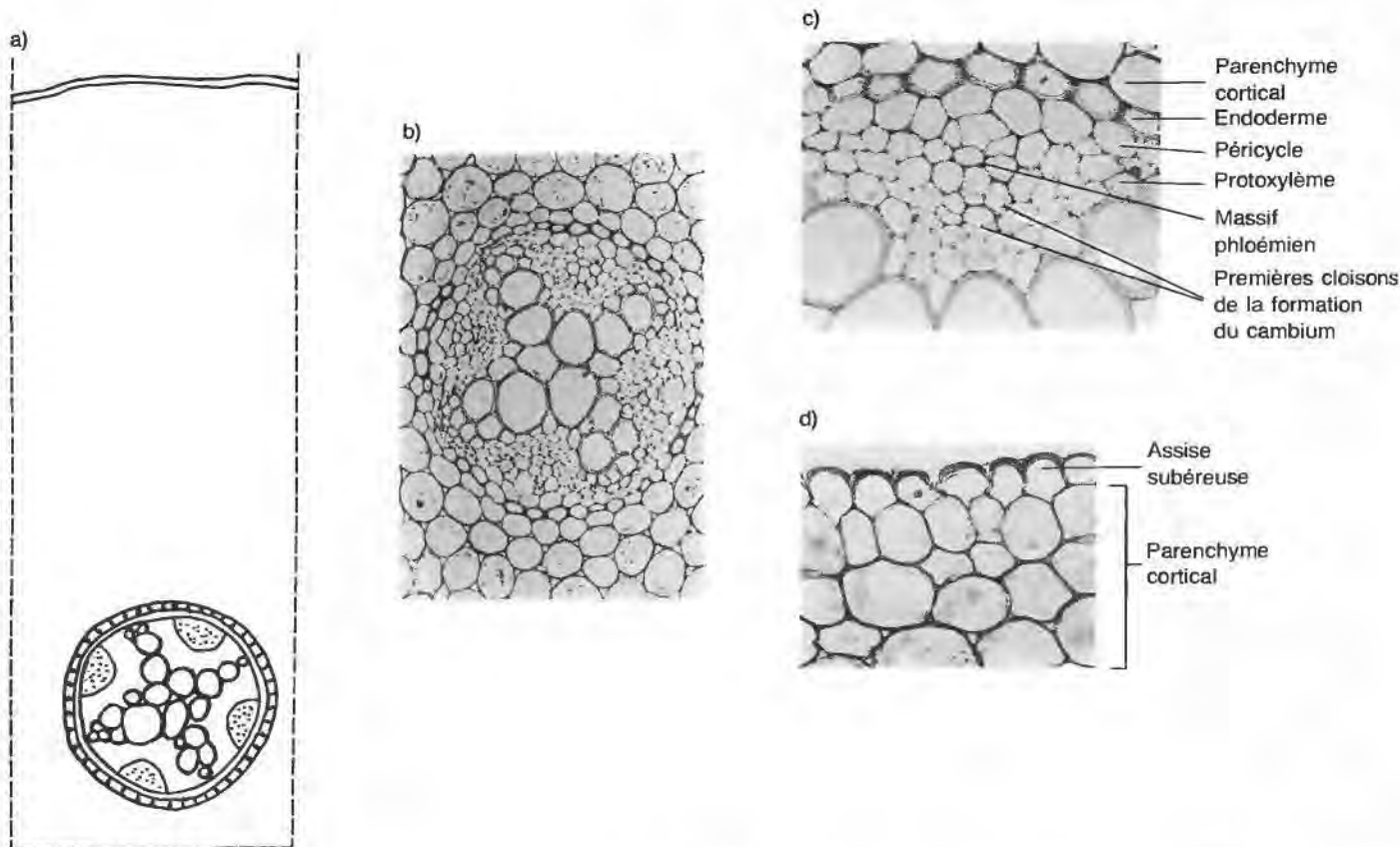


Figure 21.5

Coupes transversales de racine de *Renoncule* (Dicotylédones): (a) dessin d'ensemble d'un secteur, (b) cylindre central, (c) détail de l'endoderme, du péricycle et du phloème, (d) assise subéreuse.

La **moelle** est la partie centrale plus ou moins développée du parenchyme central. Très fréquemment présente dans les racines jeunes, elle est formée de cellules à parois cellulósiques.

Les **rayons médullaires** sont constitués par le parenchyme occupant l'espace compris entre la moelle, le péricycle et les formations conductrices.

Les **faisceaux de xylème** et les **massifs de phloème** sont en nombre égal dans une racine; ce nombre est plus ou moins constant pour une espèce donnée et variable selon les espèces.

Par exemple, la racine des Papavéracées et des Brassicacées contient deux massifs libériens et deux faisceaux xylémiens, les Malvacées en possédant quatre de chaque sorte.

Les **massifs phloémiens** comportent des tubes criblés, des cellules compagnes, du parenchyme et rarement des fibres (figure 21.5, c). Leur **différenciation est centripète**. Le protophloème est situé contre le péricycle; les éléments successifs du métaphloème se différenciant de plus en plus près du centre. Le **liber de la racine est exarche**.

Les **faisceaux xylémiens** sont constitués uniquement de xylème (trachéides et trachées selon le cas), à l'exclusion de parenchyme ligneux. Leur **différenciation est centripète**, le **bois est exarche**. Le protoxylème se trouve contre le péricycle. Parfois, les faisceaux fusionnent au centre de la racine; le xylème primaire prend alors la forme étoilée de l'**actinostèle** (figure 21.1, c).

Structure secondaire

Comme cela a déjà été exposé en histologie, la structure secondaire provient du *fonctionnement du cambium et du phellogène*. En produisant des tissus à l'intérieur de la racine, la première de ces assises provoque la *déchirure des structures qui l'entourent* (figure 21.6, c). Dans les groupes étudiés ici, le cambium peut exister seul. Si les deux méristèmes latéraux sont présents dans un organe, le cambium apparaît en premier lieu.

Cambium et pachyte

Dans la racine, le cambium (chapitre 16) apparaît le long d'une ligne *sinueuse passant, d'une part, entre la moelle et la face interne des massifs libériens et, d'autre part, entre le péricycle et la face externe des faisceaux xylémiens* (figure 21.6, a et b).

En fonctionnant, il prend rapidement une *forme circulaire* et produit du liber secondaire vers l'extérieur (développement centrifuge) et du bois secondaire vers l'intérieur (développement centripète).

L'ensemble des *liber et xylème secondaires* constitue le **pachyte**. Il forme un anneau *continu* (figure 21.6, c) ou *discontinu* (figure 21.7). Dans le premier cas, le pachyte est traversé par des *rayons intralibériens ou intraligneux* selon qu'ils se trouvent dans le liber ou le xylème. Dans le pachyte discontinu, la production de tissus conducteurs est limitée à certaines régions plus ou moins larges, séparées par des *zones de production de parenchyme d'origine cambiale* (figure 21.7).

Tandis que le liber primaire écrasé par le développement des nouveaux tissus devient indistinct, le *xylème primaire reste aisément reconnaissable* pendant toute la vie de la plante (figures 21.6 et 21.7); il est même repérable sur des coupes de fossiles préparées selon des méthodes adéquates.

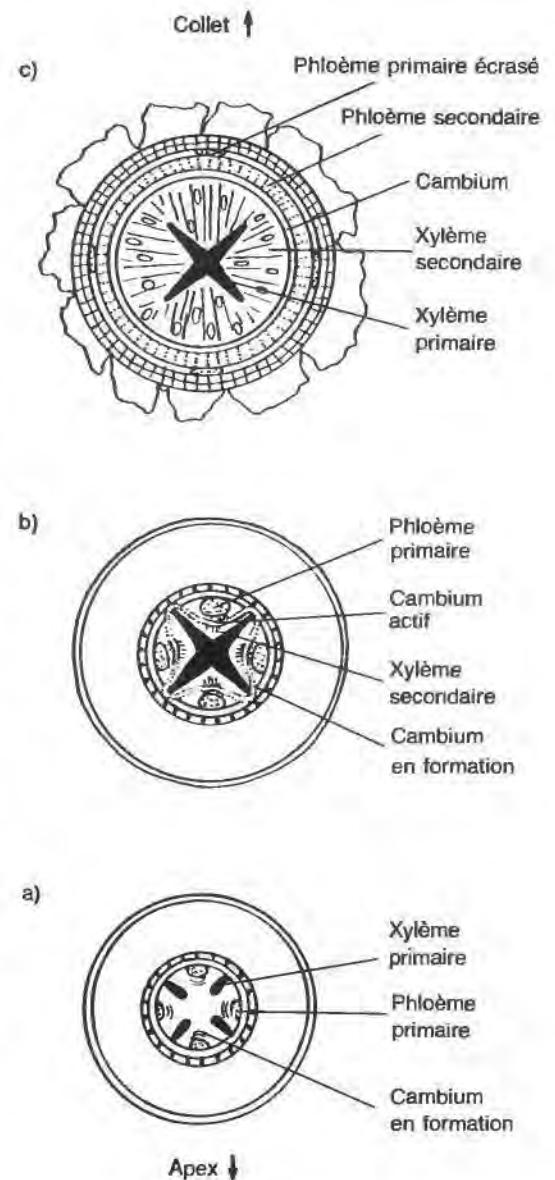


Figure 21.6
(a), (b) et (c) Séquence de schémas illustrant la formation du cambium et du pachyte continu selon des coupes transversales effectuées à des niveaux différents dans une racine.

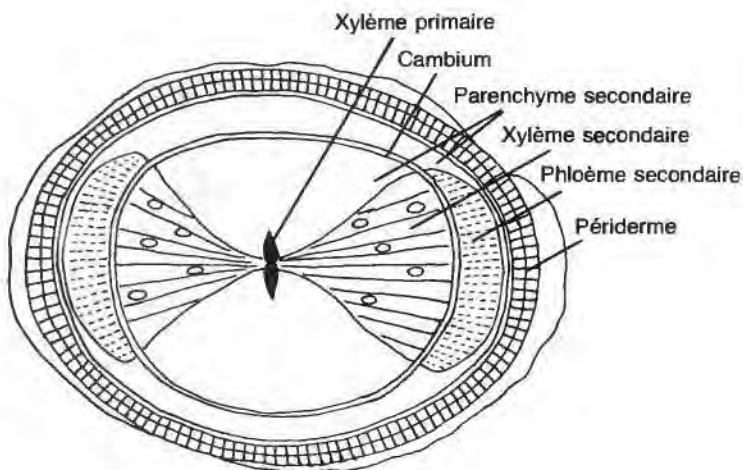


Figure 21.7
Pachyte discontinu dans une racine d'Ortie de deux ans (coupe transversale).

Le cambium cessant de fonctionner à l'approche de chaque hiver et reprenant son activité au printemps, un nouveau pachyte se forme chaque année dans les plantes vivaces, s'ajoutant à celui des années précédentes. Les *vaisseaux de printemps* ont un diamètre plus grand et une paroi moins épaisse que ceux d'automne. Les cernes formés dans les racines sont cependant habituellement peu distincts et rarement fiables pour calculer l'âge des arbres.

Phellogène et périoderme

Alors que la position originelle du cambium est constante, le phellogène peut apparaître à *différents niveaux*. Le plus souvent, il se forme au niveau du *péricycle* mais sa constitution est également signalée à partir du *parenchyme cortical*, de l'*assise subéreuse* (*Jasminum*, le Jasmin) et même de l'*assise pilifère* (*Solidago*, la Solidage ou Verge d'or).

L'écorce primaire, isolée par le périoderme, se rompt et s'exfolie rapidement (figures 21.6, c et 21.7).

21.2 La racine des Gymnospermes

Sur le plan anatomique, les racines des Gymnospermes (figure 21.8) diffèrent essentiellement de celles des Dicotylédones par :

- la formation d'un nombre limité de poils absorbants,
- la sclérification fréquente des assises internes du parenchyme cortical et de l'endoderme,
- la présence d'un péricycle souvent formé de plusieurs assises
- la présence de tissus xylémiens et phloémiens propres aux Gymnospermes.

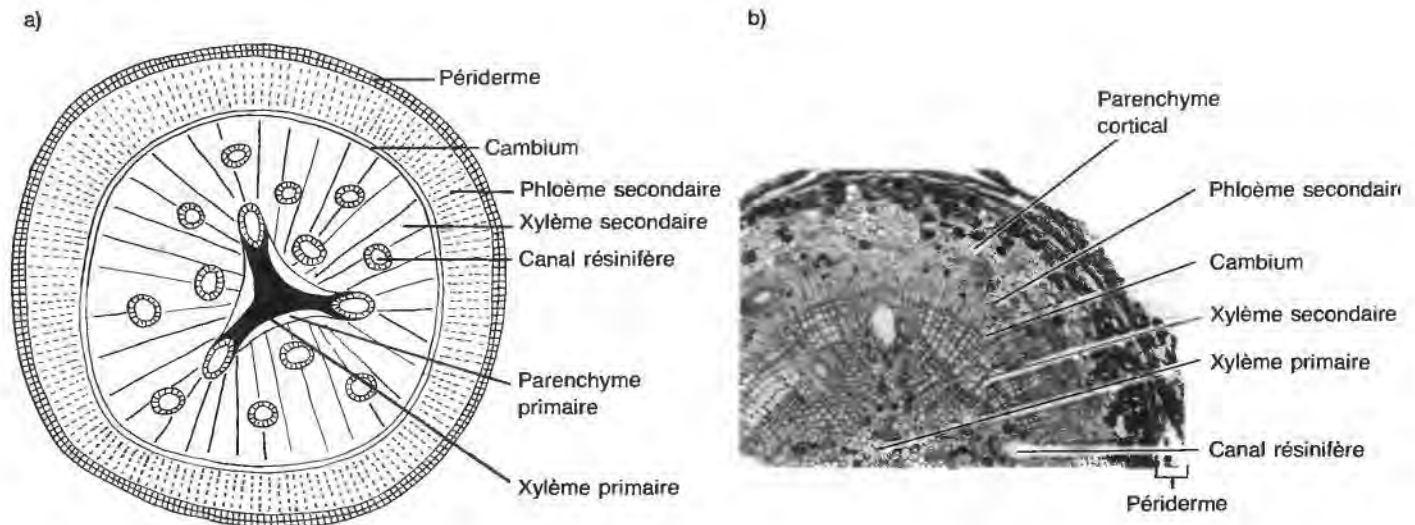
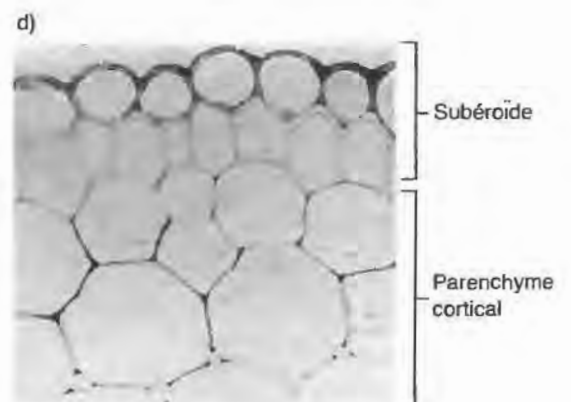
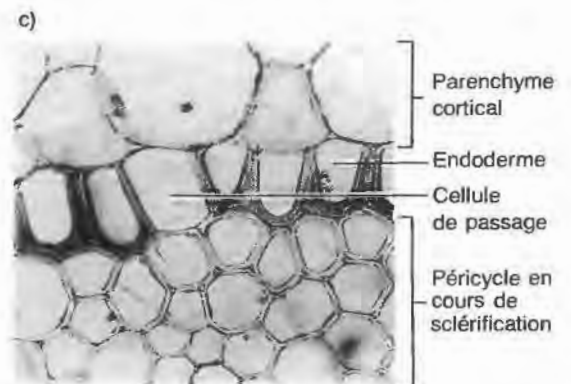
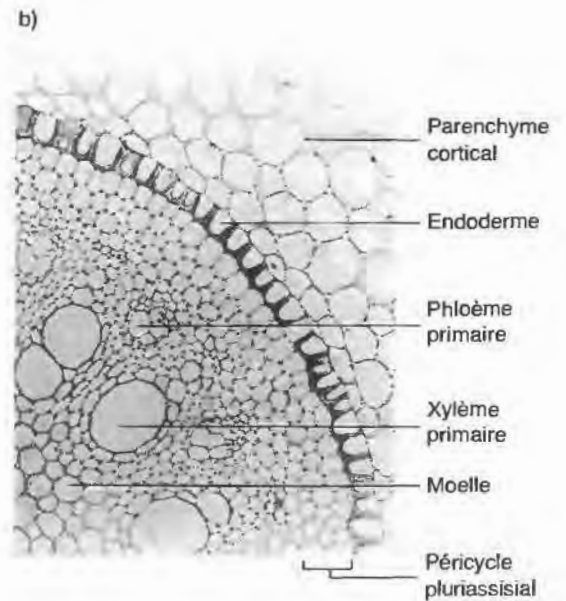
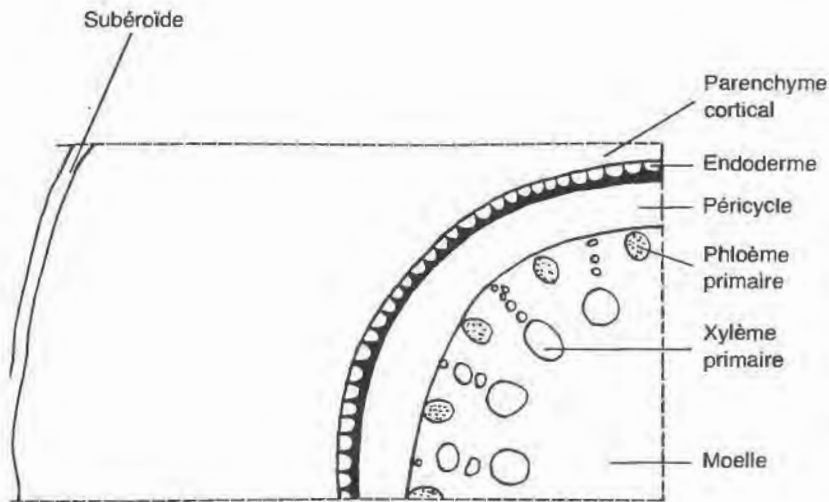


Figure 21.8
(a) et (b) Structures primaires et secondaires dans des coupes transversales de racines de deux espèces de Pin.



21.3 La racine des Monocotylédones

Chez les Monocotylédones, les racines ne possèdent que des structures primaires. Elles présentent un certain nombre de différences anatomiques par rapport aux structures classiques des Dicotylédones.

Dans le *cylindre cortical*, le **subéroïde**, couche plus ou moins épaisse de cellules subérifiées (figure 21.9, d), se différencie dans les assises superficielles de l'écorce, parfois après dédoublement des cellules. Ce tissu remplit dans la racine adulte le même rôle protecteur que l'assise subéreuse et le suber des Dicotylédones et des Gymnospermes, mais c'est exclusivement une *formation primaire*.

L'**endoderme** subit généralement une *différenciation plus poussée*. Ses parois se subérifient toutes (figure 21.9, c) ou à l'exception de la paroi tangentielle externe, formant dans ce cas un endoderme à épaississement tertiaire en forme de fer à cheval, par exemple chez l'*Iris* (figure 21.10, b). Ces nouveaux dépôts de subérine masquent le cadre de Caspary initial. De plus, en face des faisceaux xylémiens, certaines cellules, dites **cellules de passage**, ne subissent pas cet épaississement; elles permettent les échanges entre les cylindres central et cortical.

Le *cylindre central* est habituellement *plus développé* que dans les autres groupes. Le péricycle peut être formé de plusieurs assises comme chez les Gymnospermes et sclérifié dans les racines âgées (figure 21.11, a et c). Les *faisceaux* sont très souvent *plus nombreux* (six paires au moins) et le *métaxylème primaire* est *plus important*. La *moelle* est habituellement *abondante*; elle se *sclérifie fréquemment* et *plus ou moins complètement* dans les parties âgées de la racine (figure 21.11).

Figure 21.9
Coupe transversale de racine de Salsapareille (Monocotylédones): (a) dessin d'ensemble d'un secteur, (b) détail des différents tissus du cylindre central, (c) endoderme, (d) subéroïde en formation.

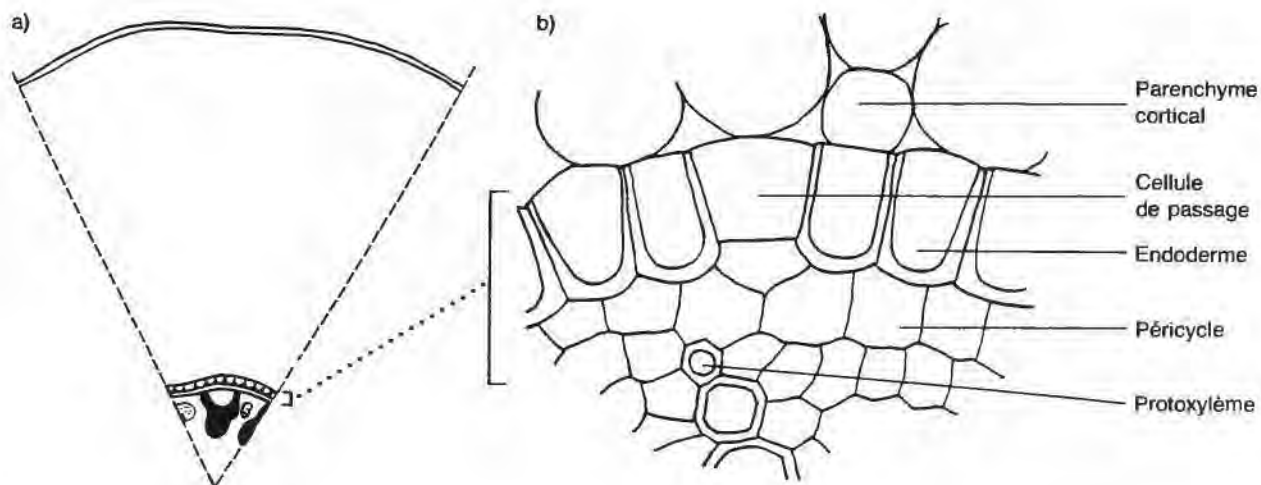


Figure 21.10

Coupe transversale de racine d'Iris (Monocotylédones): (a) dessin d'ensemble, (b) détail de l'endoderme et d'une partie de la stèle.

Les *structures secondaires* sont très rares. La formation de suber est signalée dans le genre *Monstera* et celle de tissus conducteurs secondaires chez les Dragonniers (*Dracaena*).

Les *racines aériennes* des Orchidacées, de quelques Broméliacées et de certaines Aracées (figure 21.12, c) multiplient les couches de leur assise pilifère en plusieurs couches de cellules dont la subérisation entraîne la mort (figure 21.11, b). Capable d'absorber l'eau de pluie ou la vapeur d'eau atmosphérique, ce tissu, nommé **voile** ou **velamen**, permet à ces plantes, qui sont fréquemment épiphytes, de s'alimenter en eau.

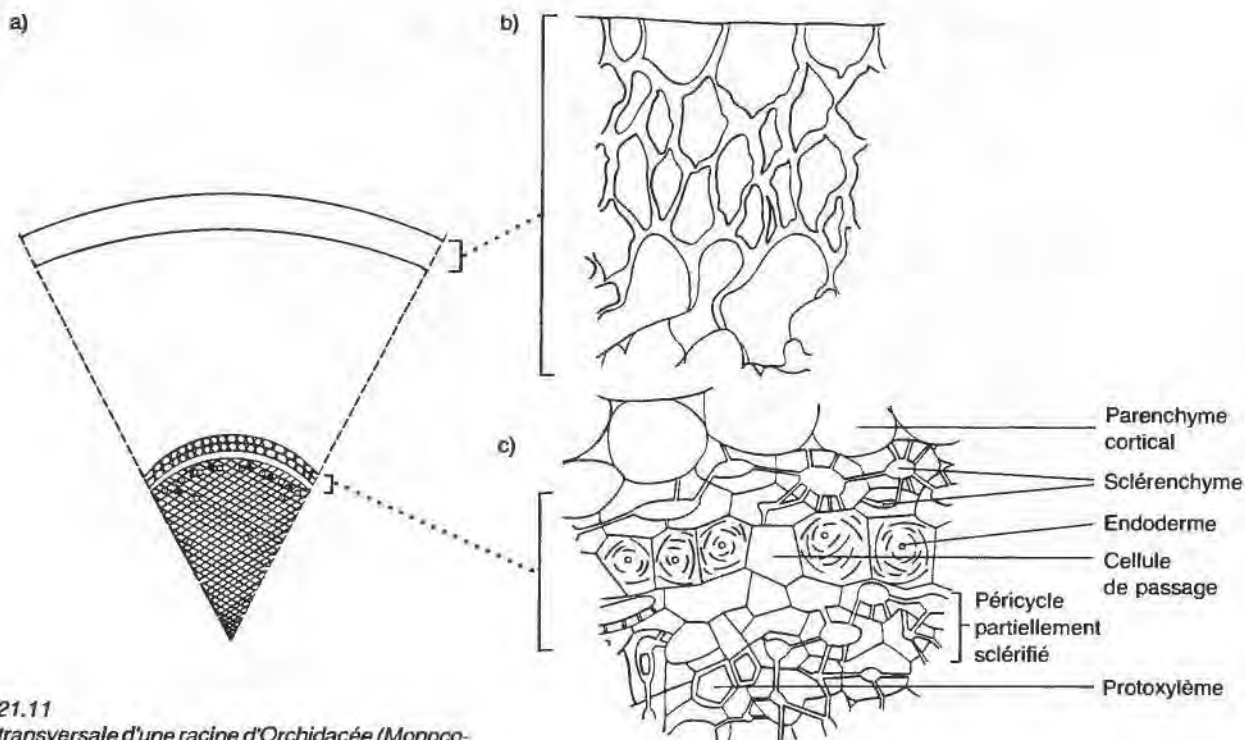


Figure 21.11

Coupe transversale d'une racine d'Orchidée (Monocotylédones): (a) dessin d'ensemble, (b) détail du voile, (c) détail de l'endoderme et des cellules voisines.

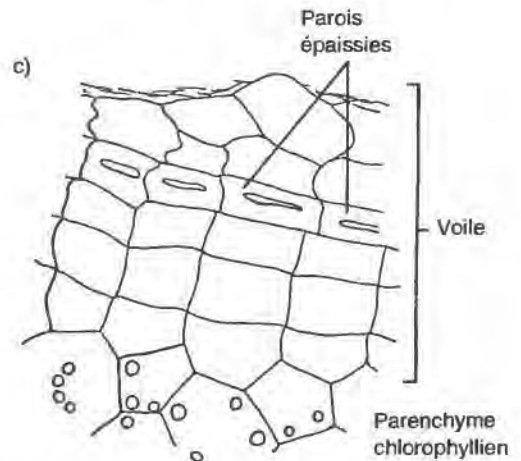
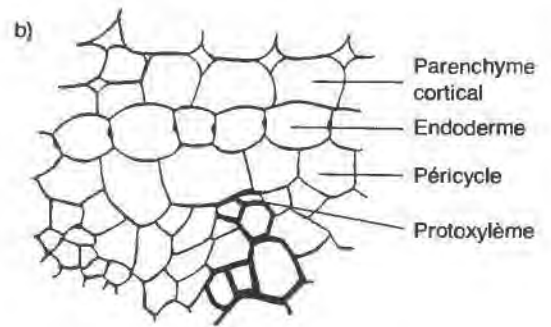
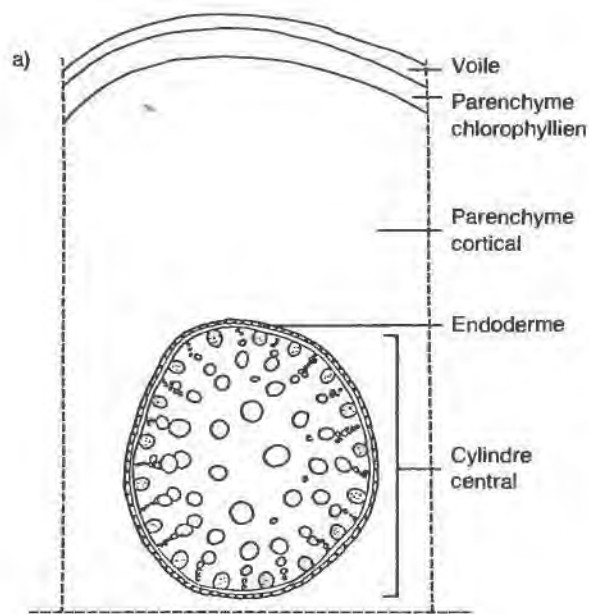


Figure 21.12
Racine aérienne de *Monstera* (Aracées): (a) dessin d'ensemble d'un secteur, (b) détail de l'endoderme et des cellules voisines, (c) voile.

21.4 Structures particulières

À côté des structures les plus fréquentes considérées comme classiques, existe un certain nombre de structures particulières dont voici quelques exemples.

La **tubérisation** de certaines racines, liée à l'accumulation de matières de réserve, résulte de multiplications cellulaires produisant l'hypertrophie de certains tissus: le parenchyme de l'écorce primaire chez la Ficaire (*Ranunculus ficaria*), le liber secondaire chez la Carotte (*Daucus carota*) (figure 21.13).

Si le cambium fonctionne normalement durant toute la vie de la plante, plusieurs centaines d'années chez certains arbres, des représentants de quelques familles (Amaranthacées et Chénopodiacées), dont la Betterave sucrière (*Beta vulgaris* cv *Altissima*), ont un **cambium temporaire**, à fonctionnement limité dans le temps. Quand ce premier cambium a cessé son activité, de nouveaux cambiums également temporaires et de plus en plus périphériques, apparaissent successivement dans la racine (figure 21.14).

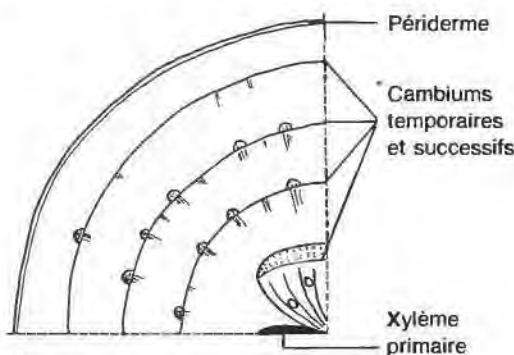


Figure 21.14
Tubérisation par formation de cambiums temporaires et successifs dans une racine de Betterave (dessin d'ensemble d'une coupe transversale de la partie inférieure du tubercule).

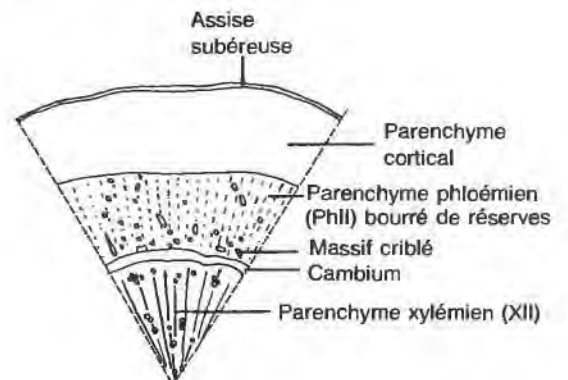


Figure 21.13
Tubérisation par hypertrophie du liber d'une racine de Carotte (dessin d'ensemble d'un secteur; PhII, phloème secondaire; XII, xylème secondaire).

Figure 21.15
Coupe transversale de la région centrale d'une racine de plante aquatique (*Acorus*).

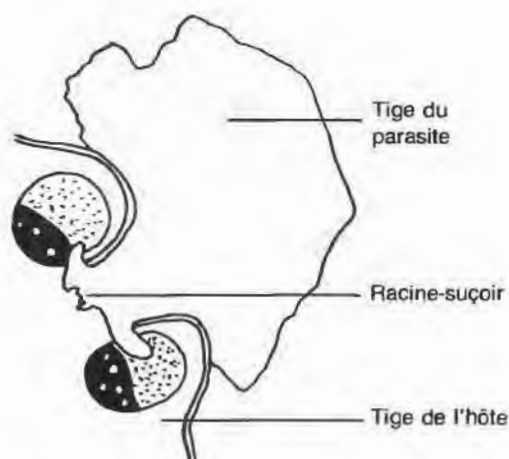
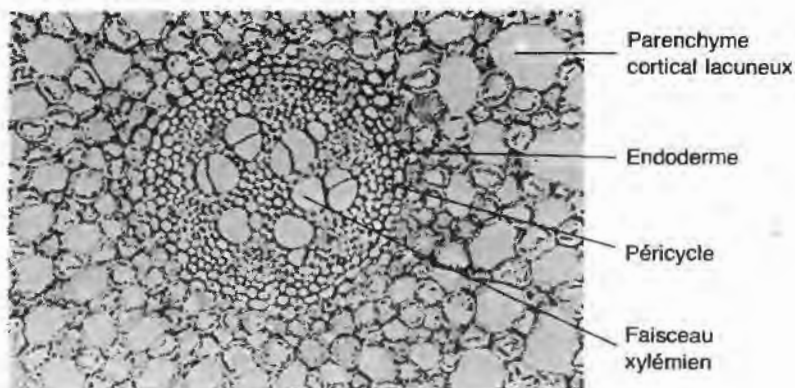


Figure 21.16
Coupe transversale dans une tige de *Cuscuta*: pénétration des racines-suçoirs jusqu'au phloème de la tige de l'hôte.

La présence d'îlots de liber intraligneux est parfois signalée dans le parenchyme ligneux, notamment chez les Gentianes (*Gentiana*) et chez certaines Solanacées (*Atropa bella-donna*, la Belladone).

Les plantes aquatiques sont caractérisées par l'absence presque générale de poils absorbants et la présence d'un parenchyme cortical très lacuneux. L'appareil de soutien en est absent ou y est très peu développé. Les vaisseaux sont en nombre très limité (figure 21.15).

Chez les plantes parasites, les **racines-suçoirs** des Rhinanthus (*Rhinanthus*) et des Mélampyres (*Melampyrum*), tous deux hémiparasites fixés sur des racines, ne sont que des proliférations du tissu cortical. Les Cuscutes (*Cuscuta*), parasites de tiges, possèdent des racines adventives transformées en suçoirs (figure 21.16) qui pénètrent jusqu'au phloème où elles puisent des éléments nutritifs. Le Gui (*Viscum album*), un hémiparasite de tiges, émet une fausse racine ne possédant ni coiffe ni poils absorbants et qui se ramifie en cordons atteignant le xylème de l'hôte.

guide d'étude

Définir ou décrire

anatomie

21.1 coiffe

centre quiescent
zone méristématique
zone d'élongation
cylindre cortical ou écorce primaire
cylindre central ou stèle
zone pilifère
zone subéreuse
assise subéreuse ou exoderme
assise pilifère ou rhizoderme

parenchyme cortical
endoderme
bande de Caspary
plasmolyse
stèle ou cylindre central
péricycle
moelle
rayon médullaire
lame ou faisceau de xylème
massif de phloème
exarche
actinostèle
pachyte
pachyte discontinu
pachyte continu
périderme

21.3 subéroïde
endoderme
cellule de passage
voile ou velamen

21.4 tubérisation
racine-suçoir
cambium temporaire
liber intraligneux

Quelques questions

Quelles sont les caractéristiques et la structure de la zone d'élongation?

Quelle est la structure du parenchyme cortical?

Quelle est la structure cellulaire de l'endoderme? Cette structure se modifie-t-elle durant la vie de la plante?

Quelle est la structure anatomique du cylindre central?

Quelle est la structure cellulaire du péricycle?

Quelle est la structure histologique des massifs phloémiens et dans quel sens s'effectue la différenciation de ces formations?

Quelle est l'origine des structures secondaires?

Comment et où se forme le cambium de la racine?

Quelle est la structure anatomique des racines des plantes aquatiques?

Quelles sont les caractéristiques anatomiques et histologiques des racines des Gymnospermes?

Dresser un tableau comparatif des structures anatomiques caractéristiques des racines des Monocotylédones et des Dicotylédones.

Expliquer l'importance de certaines cellules qui, dans plusieurs assises de la racine, échappent à la différenciation typique des autres cellules de ces mêmes assises.

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

L'organisation anatomique des racines varie selon les groupes systématiques.

La coiffe est constituée de petites cellules ayant une longue vie.

Certaines cellules de l'assise subéreuse restent cellulodurables.

Dans la racine, le nombre des massifs phloémiens et des faisceaux de xylème est constant pour une espèce donnée.

Dans la racine, le liber et le xylème primaires sont écrasés par le développement de nouveaux tissus d'origine secondaire et deviennent indistincts.

Les vaisseaux de printemps sont différents de ceux d'automne.

Le phellogène peut apparaître à différents niveaux de la racine.

Le cambium fonctionne en permanence durant toute la vie de la plante.

Chez les Monocotylédones, les structures secondaires sont fréquentes dans les racines.

Dans les racines aériennes, le voile provient du dédoublement de l'assise pilifère et son rôle est très accessoire.

De nombreuses espèces de Dicotylédones possèdent des tiges dans lesquelles les formations secondaires manquent ou sont très peu développées. Chez les autres Dicotylédones ainsi que chez toutes les Gymnospermes, des structures secondaires, parfois très importantes, s'ajoutent aux structures primaires. L'anatomie des tiges des Dicotylédones et des Gymnospermes est *très semblable* et sera étudiée simultanément.

Les *Monocotylédones* se distinguent au niveau de la tige par une *structure primaire particulière* et l'*absence presque générale de structures secondaires*.

22.1 La tige des Dicotylédones et des Gymnospermes

Structure primaire

La limite entre les cylindres cortical et central est moins évidente que dans la racine.

La structure primaire de la tige (figures 22.1, 22.2, 22.3 et 22.4) comporte plusieurs tissus ou régions dont certains sont caractéristiques de cet organe. Elle sera examinée de l'extérieur vers l'intérieur.

L'**épiderme** a une structure conforme à l'étude histologique qui précède. Il est généralement constitué d'une assise de cellules allongées parallèlement à l'axe de la tige. Souvent, il est couvert d'une pilosité plus ou moins abondante où les poils offrent des formes très variées.

Le **parenchyme cortical** ou *écorce primaire* est constitué de cellules à parois minces, habituellement cellulósiques, méatiques et allongées parallèlement au grand axe de l'organe. Ses assises externes sont chlorophylliennes; ses assises profondes accumulent des matières de réserve. Des éléments particuliers peuvent s'y différencier comme des:

- *éléments de soutien*, collenchyme (Apiacées, Lamiacées), fibres, cellules scléreuses;
- *cellules à oxalate de calcium*;
- *éléments sécréteurs*, cellules à essence, canaux sécréteurs, cellules, poches et canaux à mucilage;

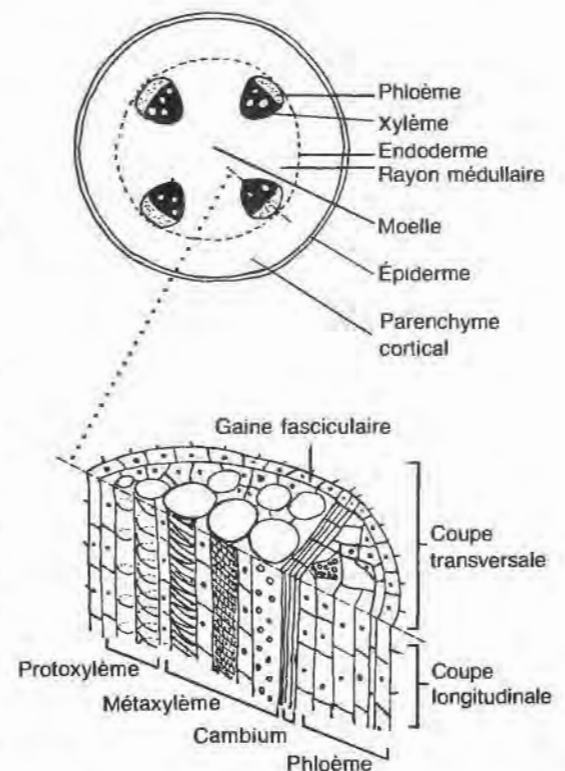


Figure 22.1
Schémas de la structure primaire de la tige de Dicotylédones et de la structure générale d'un faisceau collatéral.

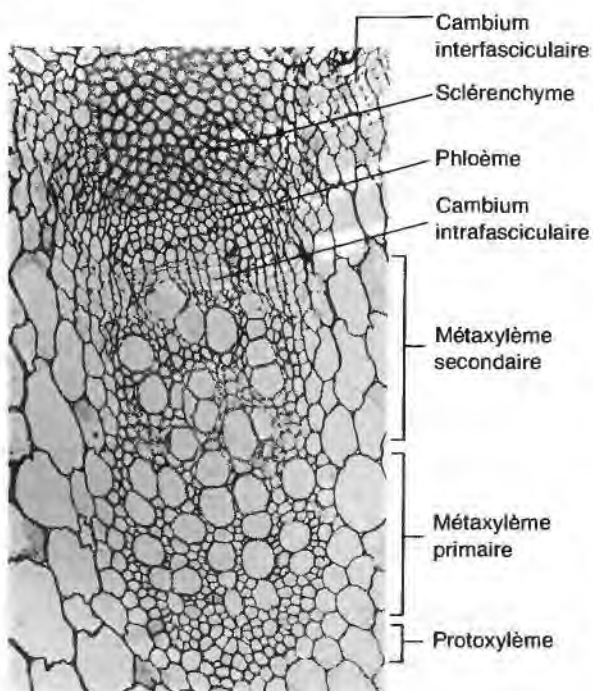


Figure 22.2
Faisceau d'une tige de Tournesol.

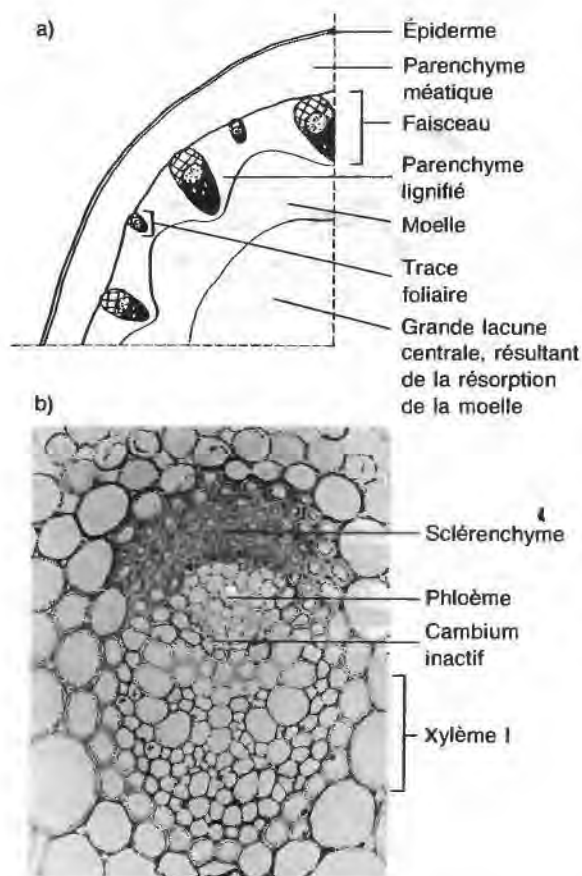


Figure 22.3
Structure de la tige de Flenoncule (coupe transversale):
(a) dessin d'ensemble, (b) vue détaillée d'un faisceau.

- **éléments conducteurs** formant les **traces foliaires** et les **traces raméales** qui relient les tissus conducteurs de la tige respectivement à ceux des feuilles et des rameaux (figure 22.3, a).

L'**endoderme**, dernière assise de la région corticale, est peu différencié ou absent. Cette assise peut être plus riche en amidon (gaine amylière) que les cellules voisines du parenchyme cortical et, parfois, elle contient de petits canaux sécréteurs chez les Astéracées Astéroïdées. Les bandes de Caspary sont peu évidentes.

Le **cylindre central** est bien délimité chez les Dicotylédones. Il y est constitué de parenchyme fondamental contenant un nombre variable de faisceaux libéro-ligneux (ou cribro-vasculaires) disposés en cercle. L'existence d'un **péricycle** est douteuse.

- La **moelle** atteint un développement plus ou moins important. Dans un cas extrême, elle occupe la presque totalité du tubercule de la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*); elle est très développée dans la tige de Sureau (*Sambucus*). Elle reste généralement cellulosique mais elle peut également se sclérifier. Parfois, elle comporte des éléments sécréteurs variés. Dans les tiges fistuleuses (creuses), la moelle se résorbe sauf au niveau des noeuds; c'est le cas du chaume des Poacées ainsi que de la tige des Apiacées et des Astéracées.

- Les **rayons médullaires** occupent les espaces compris entre la moelle, le péricycle et les faisceaux.

- Les **faisceaux conducteurs**, dont l'organisation est très différente de celle de la racine, ont le plus souvent une **structure collatérale**. Le **liber** et le **xylème** s'y trouvent accolés, le premier étant à l'extérieur et le second à l'intérieur (pour la composition du liber et du xylème, voir chapitre 18). Le protophloème se différenciant près

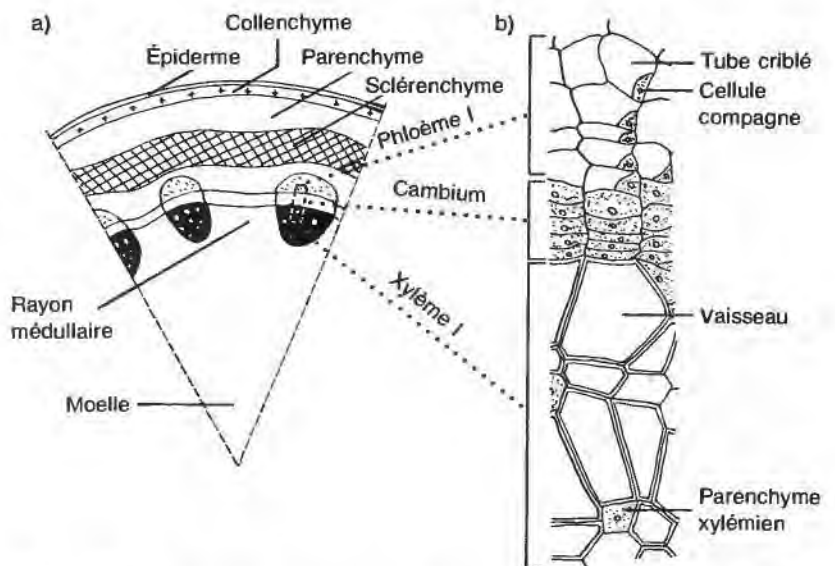


Figure 22.4
Structure primaire de la tige d'Aristolochie: (a) dessin d'ensemble d'un secteur de coupe transversale de tige, (b) détail d'une portion de faisceau.

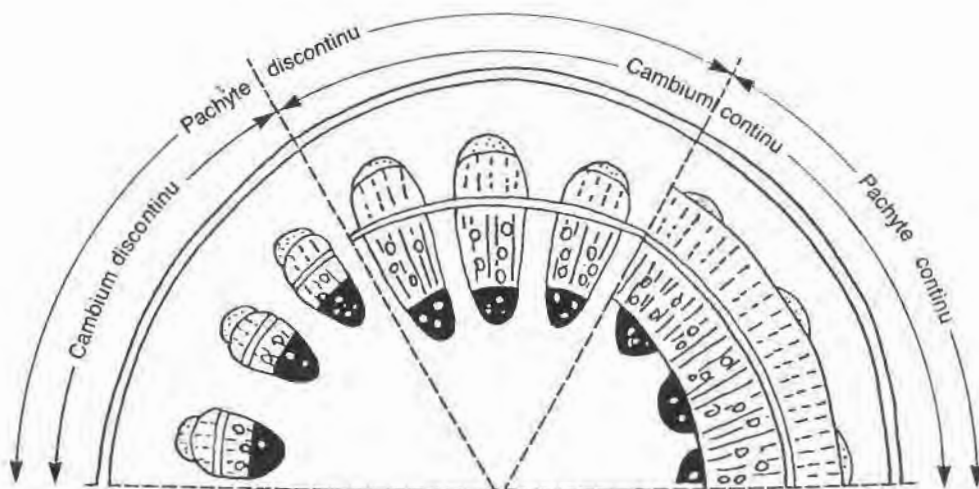


Figure 22.5
Schéma des différents types de structures secondaires de la tige en relation avec le fonctionnement et les produits du cambium.

du péricycle, le phloème de la tige est exarche et sa différenciation est centripète. Quant au xylème, il est endarche, le protoxylème apparaissant du côté de la moelle; son développement est donc centrifuge. Cette disposition des faisceaux permet la distinction aisée de la structure racinaire et de la structure caulinaire. Le parenchyme ligneux est relativement peu abondant (figure 22.4). Le nombre de faisceaux est très variable selon les espèces et pour une espèce donnée, il varie selon les niveaux. Entre le xylème et le phloème se trouve l'assise cambiale qui sera fonctionnelle ou non.

Structure secondaire

Comme dans la racine, le fonctionnement du cambium provoque le développement en épaisseur ou l'accroissement du diamètre de la tige. Il entraîne aussi l'éclatement, la déchirure des tissus externes d'origine primaire. Ceux-ci sont remplacés par des tissus jouant le même rôle, mais d'origine secondaire, c'est-à-dire provenant du phellogène.

Cambium; phloème et xylème secondaires (figure 22.5).

Le cambium est d'abord localisé dans les faisceaux, entre le xylème et le phloème. Ces arcs intrafasciculaires se soudent entre eux par des arcs interfasciculaires se différenciant dans les rayons médullaires. Le tracé circulaire du cambium caulinaire contraste dès le début avec le tracé initialement sinueux de la même assise dans la racine (voir chapitre 21).

Le pachyte peut être continu ou discontinu comme dans la racine.

Le **pachyte continu** se trouve dans les arbres (figure 22.6), les arbustes, les arbrisseaux et dans quelques plantes herbacées. La production de pachyte s'effectue tout le long du cambium y compris dans les espaces interfasciculaires. Le bois primaire persiste tel quel à l'intérieur du bois secondaire; la structure du liber primaire, fréquemment écrasé, devient généralement peu distincte. Le liber secondaire est souvent partagé en cônes par des rayons médullaires.

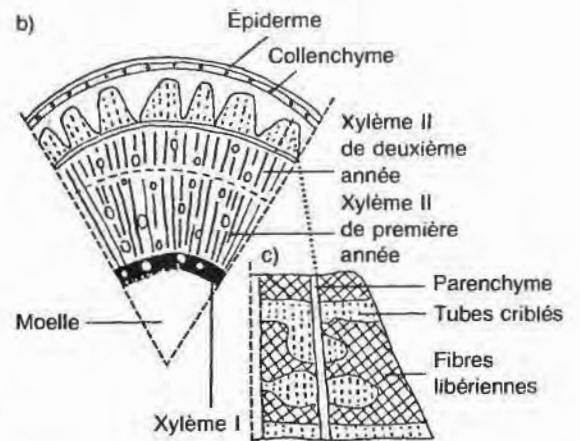
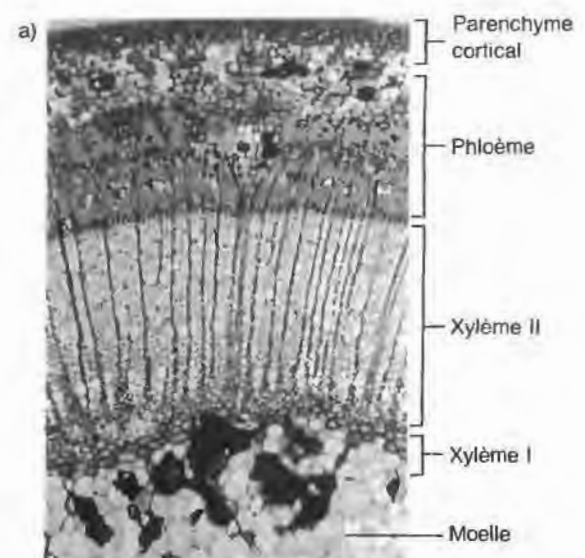


Figure 22.6
Tige de Tilleul : (a) coupe transversale d'une portion de tige d'un an, (b) dessin d'ensemble d'un secteur de tige de deux ans, (c) détail d'une partie du phloème.

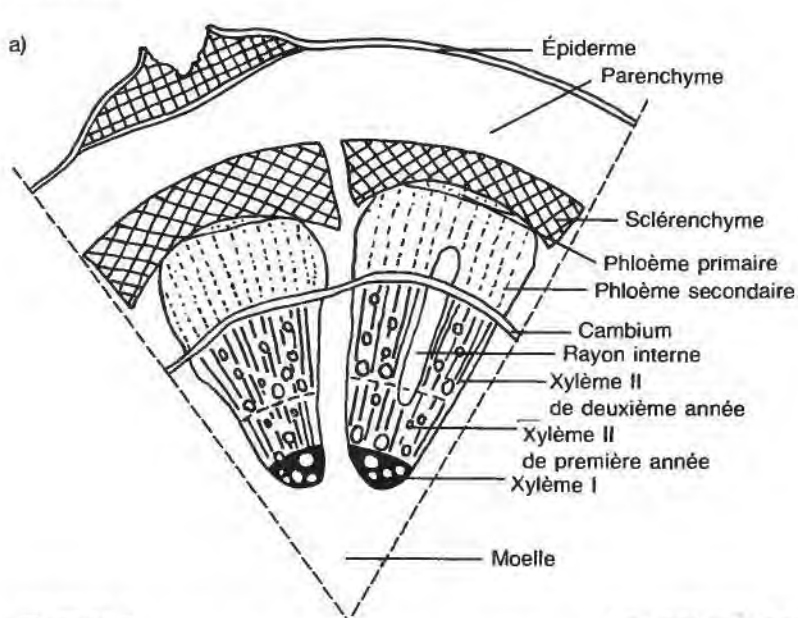


Figure 22.7

(a) Dessin d'ensemble d'un secteur de tige d'Aristolochie de deux ans: pachyte discontinu d'une liane; (b) tige d'Aristolochie enroulée à son support.

Le **pachyte discontinu** se rencontre chez des plantes herbacées et des lianes (figure 22.7). Le cambium interfasciculaire y fonctionne mais produit uniquement du parenchyme moins rigide que le bois. La formation de xylème et de phloème n'a lieu qu'au niveau des faisceaux. La structure du pachyte correspond à ce qui a été décrit pour le phloème et le xylème en histologie. Comme celle du xylème et du phloème primaire, elle diffère chez les Dicotylédones et les Gymnospermes. Des tissus de soutien et des formations sécrétrices y sont parfois présents.

Lorsque le cambium est discontinu, il fonctionne peu ou même pas du tout, en particulier chez la Renoncule (*Ranunculus*, figure 22.3).

Comme dans la racine, le *xylème de printemps* est surtout constitué de vaisseaux larges; celui d'été possède des éléments de plus petit diamètre (figures 22.8 et 22.9). Ce sont les **couches annuelles**. Le contraste entre le xylème de fin de saison et celui du printemps suivant permet de mesurer pour chaque année l'accroissement en épaisseur des tiges et de déterminer l'âge des arbres par le comptage de ces couches (figures 22.8, 22.9 et 22.10). Cette mesure s'effectue

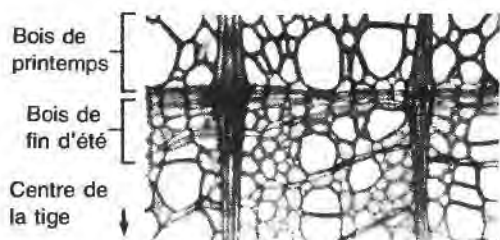


Figure 22.8

Zone de transition entre le bois d'été et le bois de printemps dans une tige de Tilleul de deux ans.

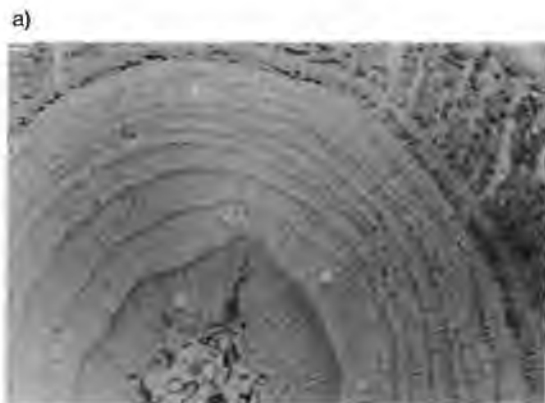


Figure 22.9

Couches annuelles dans du bois de Pin: (a) vue d'ensemble d'une partie de tige, (b) détail du bois.

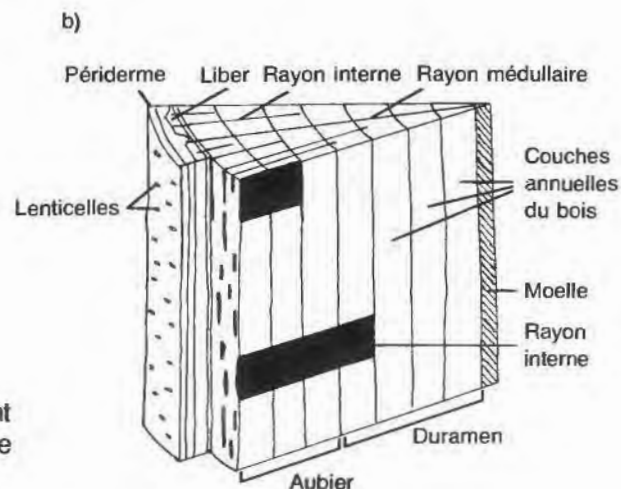
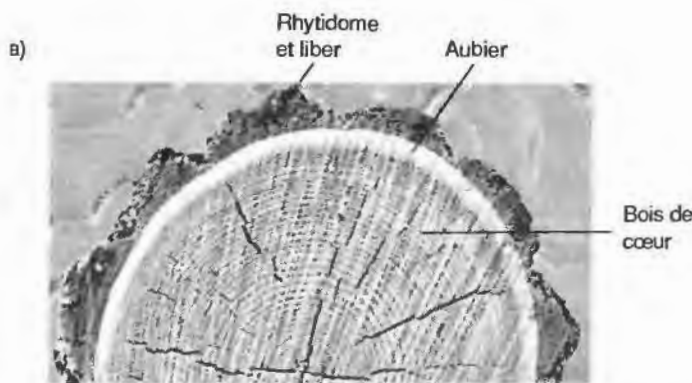


Figure 22.10
Structure du bois d'un tronc d'arbre: (a) section transversale; (b) schéma des coupes transversale, longitudinale et tangentielle.

habituellement au niveau du tronc, où les couches annuelles sont bien distinctes. L'alternance des couches annuelles n'est pas visible dans le liber.

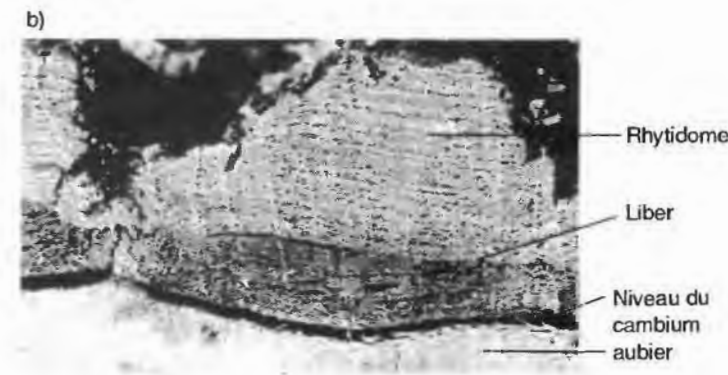
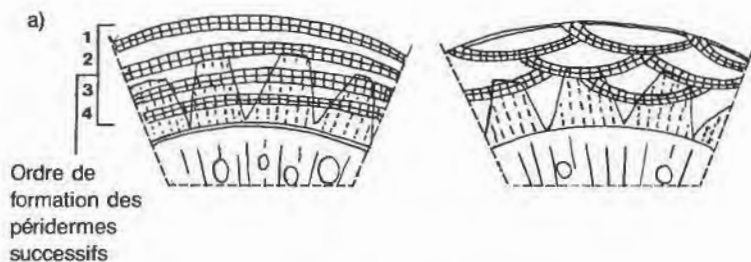
D'autres formations sont également reconnaissables dans le bois secondaire (figure 22.10). L'**aubier** groupe les parties jeunes du bois, fonctionnelles et moins colorées que les couches âgées et profondes qui constituent le **cœur** ou **duramen** et qui ont déjà cessé d'être fonctionnelles ou sont en voie de cesser leur activité. Des **thylles** se forment à partir des cellules du parenchyme; celles-ci se lignifient et s'imprègnent de tannins. Dans certains cas, le cœur de l'arbre peut mourir, se désagréger et disparaître; l'*arbre creux* continue cependant à vivre grâce à l'aubier.

Périderme et rhytidome

Le **phellogène** peut apparaître à une *profondeur variable de la tige*. Sa formation a été observée dans l'assise interne de l'épiderme dédoublé, dans le parenchyme cortical et même dans l'endoderme. Plusieurs phellogènes peuvent se former successivement à *des niveaux de plus en plus profonds*, en direction du liber secondaire et même inclure des portions âgées de celui-ci (figure 22.11, a).



Figure 22.11
(a) Deux modes de formation du rhytidome; (b) rhytidome du Peuplier en coupe transversale; chute du rhytidome (c) chez le Bouleau et (d) chez le Platane.



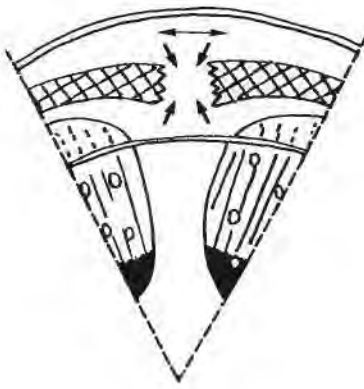
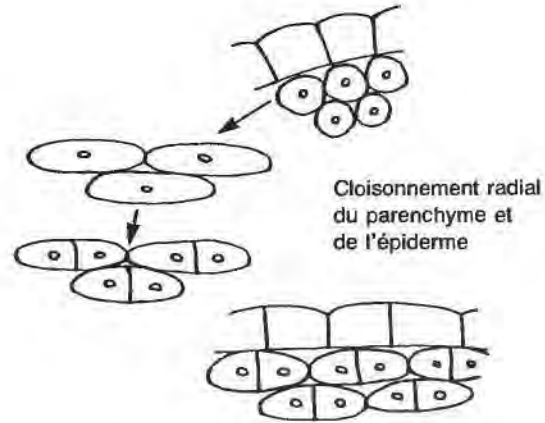


Figure 22.12
Régénérations provisoires à la suite de tensions infligées
aux tissus par la croissance en épaisseur d'une tige.



La formation de liège entraîne la *mort des tissus situés à l'extérieur* de ces assises imperméables. Parfois, ces tissus voués à la disparition, ou **rhytidome** (figure 22.11), persistent et se crevassent comme chez le Peuplier (*Populus*). Ils peuvent aussi se détacher périodiquement, comme chez les Platanes (*Platanus*) et les Eucalyptus, ou progressivement comme chez le Bouleau (*Betula*). Le *suber* joue un rôle *protecteur*, les lenticelles assurant les échanges gazeux avec l'extérieur (figure 22.10). Le **phelloderme** joue le même rôle que le parenchyme cortical primaire.

Les bouchons de liège proviennent du *suber* du Chêne-liège (*Quercus suber*). Durant quinze ans, fonctionne un phellogène sous-épidermique qui donne un liège dur, non commercialisable; apparaît ensuite une assise subéro-phellodermique plus profonde qui produit le liège souple. Lorsque cette couche de liège a atteint une épaisseur suffisante pour l'usage industriel, elle est prélevée. Un nouveau phellogène se différencie alors à un niveau encore plus profond. Le même phénomène se répète de plus en plus profondément après chaque prélèvement ultérieur d'une couche de liège.

Dans les tiges relativement minces ou chez les plantes annuelles, il ne se forme pas de périoderme mais l'écorce s'adapte aux compressions provenant de la formation de structures secondaires issues du cambium par diverses adaptations (figure 22.12):

- *recloisonnement radial répété* succédant à l'étirement tangentiel des tissus,
- *remplissage* par le parenchyme contigu lors de la rupture du cylindre de sclérenchyme continu,
- *recloisonnement de l'épiderme étiré*, formation de nouvelles couches cutinisées et régénération des plus anciennes qui se sont rompues sous la tension.

La formation de liège n'est pas nécessairement limitée au périoderme; elle intervient aussi en cas de *blessure*. Suivant la gravité de celle-ci, la défense de la plante est plus ou moins complexe (figure 22.13).

Une *blessure bénigne*, limitée à l'épiderme ou impliquant du parenchyme cortical, peut n'entraîner que la *subérisation* des cellules intactes sous-jacentes.

Lorsqu'elle est *plus étendue et plus profonde*, la blessure provoque la formation d'un *phellogène* et, par là, d'un *liège de cicatrisation*.

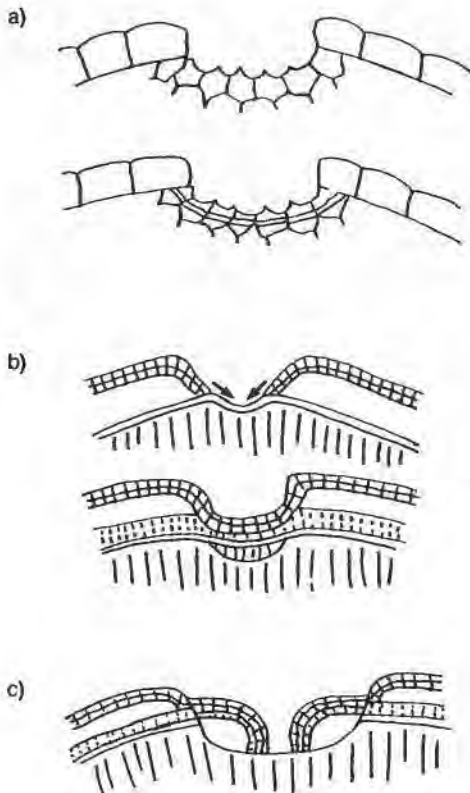
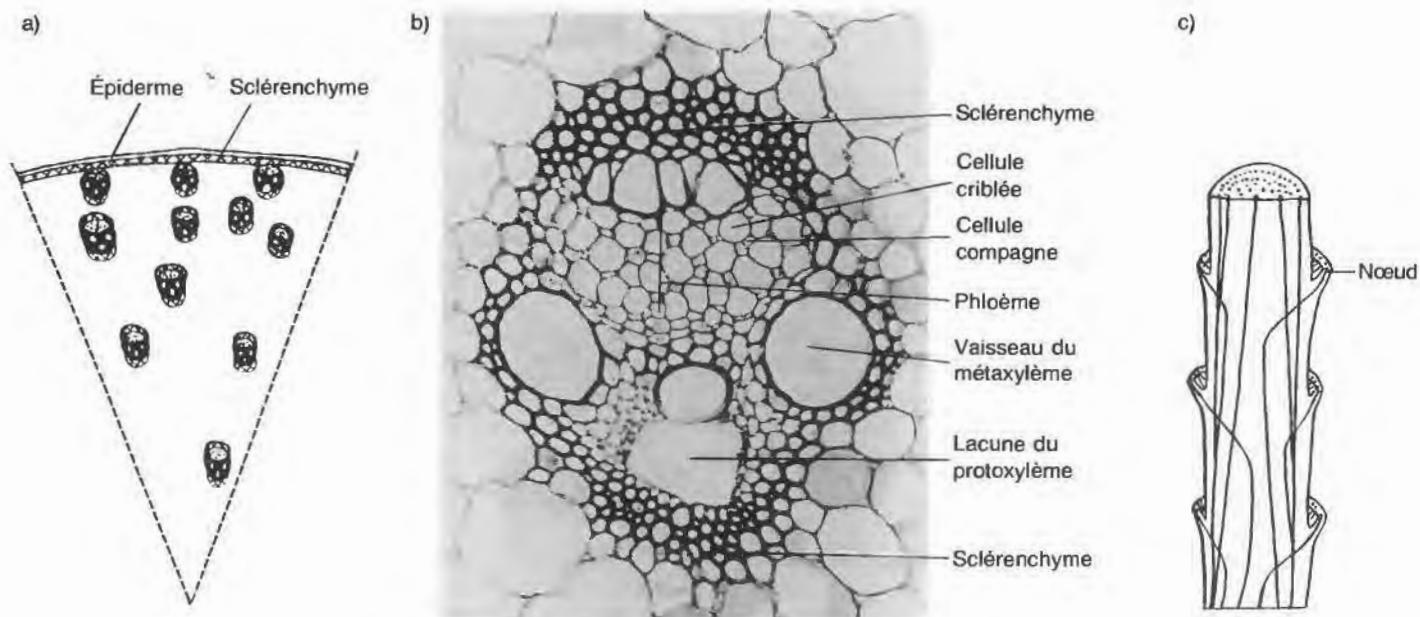


Figure 22.13
Protection des tissus sains après une blessure: (a) *recloisonnement* et *subérisation* si la lésion est bénigne; (b) *formation d'un phellogène* et d'un *liège de cicatrisation* et (c) *fonctionnement du cambium* comme *méristème de cicatrisation* dans les cas de blessure grave.



Si la blessure atteint le bois, la plante utilise comme méristème de cicatrisation le *cambium* que la plaie a mis à découvert; celui-ci se cloisonne de façon à recouvrir la partie entamée du bois et une couche de liège se différencie ensuite vers l'extérieur.

Les plaies les plus larges ne se cicatrisent jamais complètement mais produisent des **bourrelets de cicatrisation** qui ne recouvrent que partiellement le bois nu de troncs fortement blessés.

22.2 La tige des Monocotylédones

Quelques Monocotylédones possèdent des structures caulinaires primaires proches de celles des Dicotylédones; le plus souvent cependant, elles en diffèrent sensiblement (figures 22.14 et 22.15).

L'écorce est le plus souvent très réduite. Les faisceaux cribro-vasculaires s'étendent même jusqu'aux massifs sclérénchymateux sous-épidermiques chez les Poacées. La distinction entre le cylindre central et l'écorce devient très difficile, voire impossible. Dans les

Figure 22.14

(a) Dessin d'ensemble d'un secteur de tige de Maïs, (b) vue détaillée d'un faisceau, (c) parcours des faisceaux dans une atactostèle de tige.

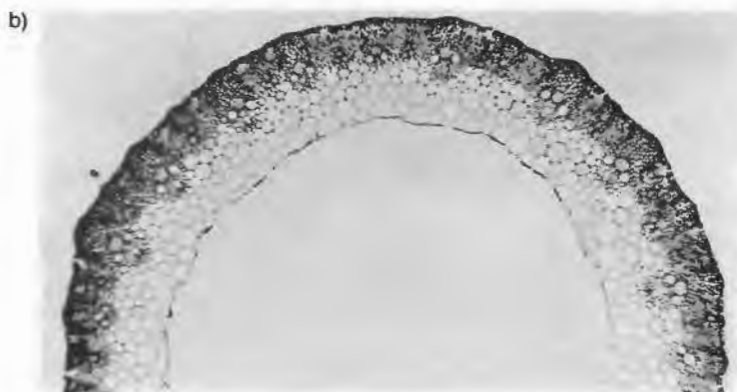


Figure 22.15

Coupes transversales dans quelques structures caulinaires de Monocotylédones: (a) secteur de tige de la Salspareille, (b) portion de tige de Blé, (c) faisceau de tige de Dieffenbachia.

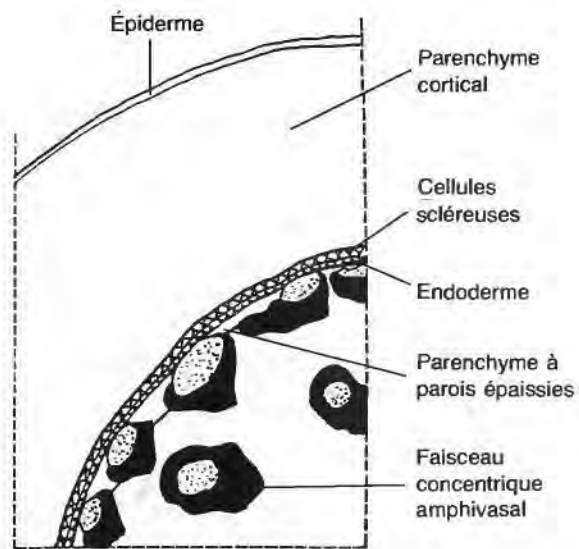


Figure 22.16
Dessin d'ensemble d'un secteur de rhizome de Muguet.

rhizomes cependant, un endoderme bien différencié peut marquer nettement la limite entre le cylindre central et le cylindre cortical comme chez le Chiendent (*Agropyron*) et le Muguet (*Convallaria maialis*, figure 22.16).

Les faisceaux sont rarement disposés en un cercle unique. Ils forment beaucoup plus souvent deux cercles. Parfois aussi, comme chez les Palmiers et le Maïs (*Zea mays*, figure 22.14, a), ils sont éparpillés de manière désordonnée dans toute la tige, produisant une **atactostèle** (figure 22.14, c).

Les faisceaux des Monocotylédones sont d'un type particulier; le bois, disposé selon les branches d'un V, tend à entourer le phloème. Le protoxylème se trouve au point de rencontre des deux branches du xylème (figures 22.14, b et 22.15, c). Ces faisceaux sont souvent entourés d'une *gaine de sclérenchyme*. Ils sont dits **fermés** parce qu'aucune activité cambiale ne provoque leur ouverture.

De nombreuses Monocotylédones présentent une tige creuse, fistuleuse, par suite de la *résorption de la moelle* (figure 22.15, b).

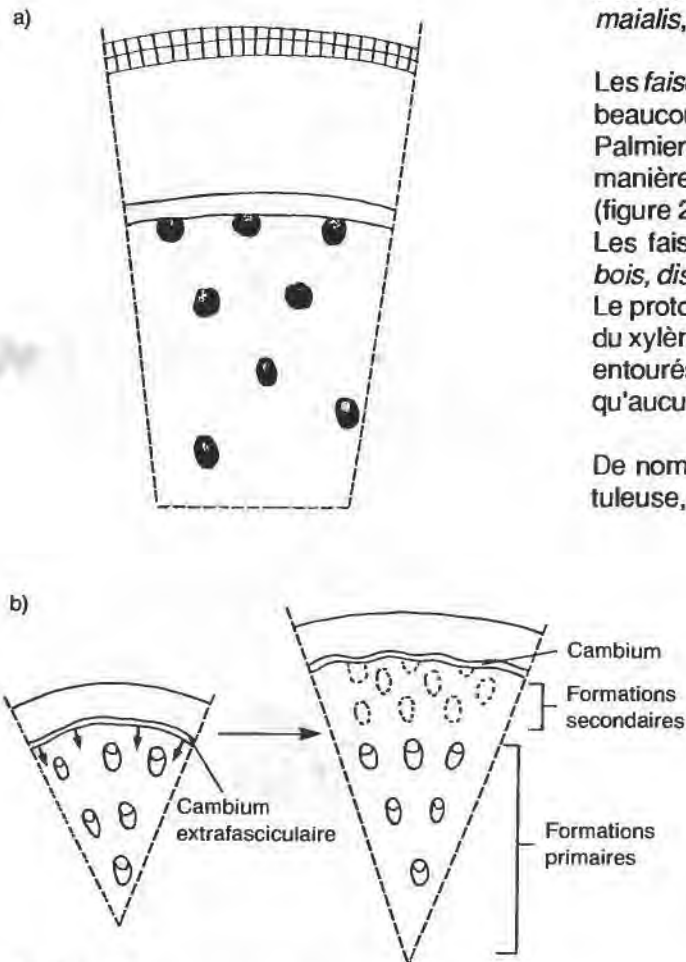


Figure 22.17
Formations secondaires de la tige chez les Monocotylédones: (a) dessin d'ensemble chez le Yucca; (b) schéma de leur formation. (c) Le Dragonnier, réputé millénaire, de l'île de Ténériffe.



Quand le cambium existe chez les Monocotylédones, son activité est très limitée. Elle est pratiquement confinée aux régions nodales et aux bases foliaires. La présence d'un cambium dans ce groupe revêt plutôt un intérêt phylogénétique.

Chez les Monocotylédones, les formations secondaires sont exceptionnelles et proviennent de deux types d'activités cambiales.

Dans le premier cas, observé chez certaines Liliacées et Dioscoréacées, le **cambium fasciculaire** a une activité très réduite, voir nulle, et ne produit pas de véritable structure secondaire.

Dans le second cas, la constitution d'une zone génératrice annulaire complète forme un **cambium extrafasciculaire** dans le parenchyme fondamental, à la périphérie de la région occupée par les faisceaux (figure 22.17, a et b). Ce cambium produit des formations secondaires bien développées chez certaines Agavacées herbacées et plus fréquemment dans des genres arborescents (*Yucca*, *Aloe*, *Dracaena*, dont certaines espèces atteignent plusieurs mètres de haut comme le Dragonnier, *Dracaena draco*, figure 22.17, c). Cette zone génératrice ne forme vers l'extérieur qu'un parenchyme peu épais; vers l'intérieur, elle produit un parenchyme secondaire abondant au sein duquel se différencient des faisceaux cribro-vasculaires, du type **collatéral** ou du type **concentrique amphivasal** dans lequel le xylème entoure le phloème.

22.3 Structures particulières

Le **liber périmédullaire**, disposé en îlots isolés ou en forme d'anneau continu à la périphérie de la moelle et séparé du bois primaire par quelques assises de parenchyme médullaire, se rencontre dans certaines familles: Euphorbiacées, Myrtacées, Solanacées, Asclépiadacées (figure 22.18). Chez les Cucurbitacées, ce liber s'accole à la face interne des faisceaux libéro-ligneux et forme des **faisceaux bicollatéraux** (figure 22.19). Parfois, il s'y forme même du phloème secondaire interne.

De petits îlots de **liber intraligneux** se rencontrent occasionnellement dans le bois.

Le fonctionnement du cambium peut être inégal en certains points du pourtour de la tige. Dans ce cas, il est à l'origine de la formation de **tiges aplaties**.

Des **formations libéro-ligneuses surnuméraires** se rencontrent dans certains groupes. Des cambiums temporaires de plus en plus externes apparaissent successivement à l'extérieur du premier cambium normalement formé dans les tiges de certaines Chénopodiacées, tout comme dans les racines de ces plantes, chez la Betterave (*Beta*, figure 21.14) par exemple.

Des **formations tertiaires** peuvent apparaître dans les couches d'origine secondaire. Certains de ces cambiums ne produisent que des arcs libéro-ligneux incomplets entraînant la formation de tiges plus ou moins aplaties chez les Ménispermacées.

Plusieurs Polygonacées présentent des **formations surnuméraires dans la moelle**, avec même des **faisceaux inversés**: liber interne et

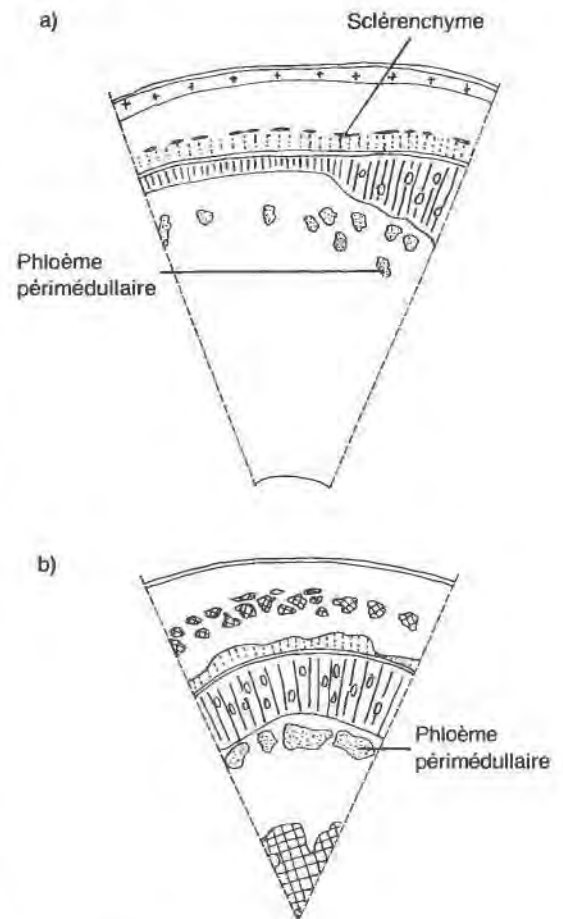


Figure 22.18
Dessin d'ensemble situant le phloème périmédullaire dans un secteur de tige chez (a) la Pomme de terre (Solanacées) et (b) la Plante à fleurs de porcelaine (Asclépiadacées).

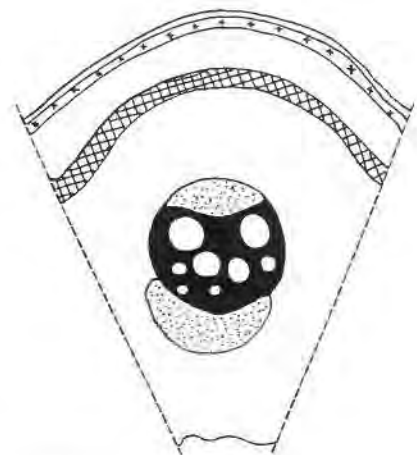


Figure 22.19
Faisceau bicollatéral d'une tige de Courge (dessin d'ensemble d'un secteur de coupe transversale).

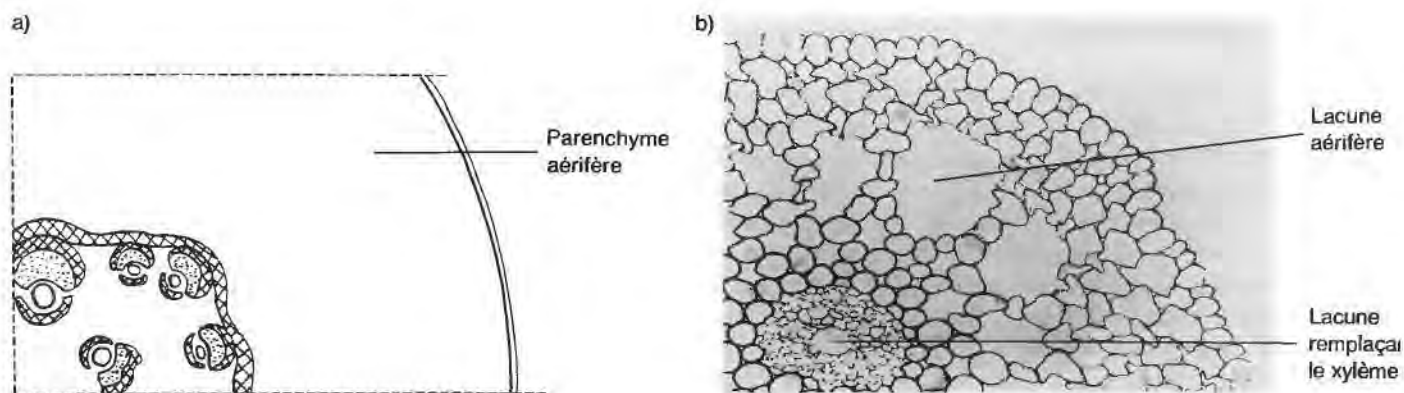


Figure 22.20

Structure caulinaires de plantes aquatiques: (a) secteur de tige de Potamogeton, (b) importance de l'écorce et stèle réduite chez l'Élodée.

xylème externe chez la Rhubarbe (*Rheum*) que cette particularité permet d'identifier.

Certaines Apiacées et Renonculacées possèdent des **faisceaux concentriques amphivasaux**.

Les tiges immergées des plantes aquatiques (figures 22.20 et 22.21) ont un épiderme dépourvu de stomates et de cuticule mais qui renferme souvent des chloroplastes. Les tissus de soutien (collenchyme, sclérenchyme) y manquent généralement. L'écorce (parenchyme cortical), épaisse et chlorophyllienne, constitue un important **aérenchyme**. Ces lacunes contribuent également à la flottaison des hydrophytes.

Le cylindre central est très réduit. Les tissus conducteurs y sont souvent limités au phloème, le xylème étant remplacé par une lacune (l'Élodée, *Elodea*). En effet, la circulation de la sève brute est très faible dans ces plantes.

Les **sclérophytes** présentent, au niveau cellulaire, des modifications qui augmentent leur résistance à la sécheresse en *réduisant les pertes d'eau*.

Les cellules de leurs parenchymes ont des dimensions réduites et des parois plus épaisses. Les tissus de soutien sont très développés. Ces caractéristiques contribuent en outre à assurer la rigidité des organes aériens.

Chez plusieurs *plantes grasses*, notamment les Cactacées et de nombreuses Euphorbiacées, les tiges sont des *organes riches en parenchyme aquifère* (figure 22.22).

Comme chez les sclérophytes, l'épiderme assure une protection efficace contre la transpiration: la cuticule est épaisse et imperméable.

Chez les Cactacées, les stomates sont fermés le jour. Les tiges assurent également la photosynthèse grâce à un parenchyme très chlorophyllien situé sous l'épiderme. En profondeur, un important parenchyme aquifère permet le stockage de l'eau dans de volumineuses vacuoles remplies de mucilage.

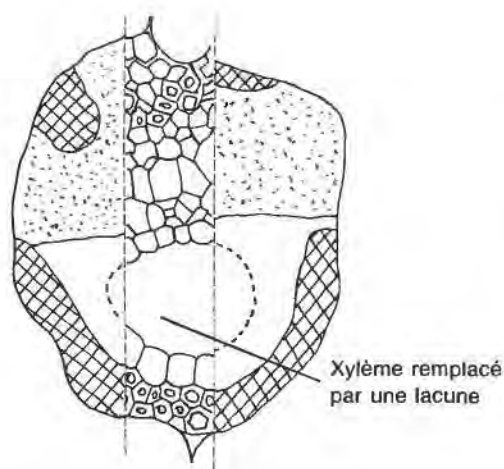
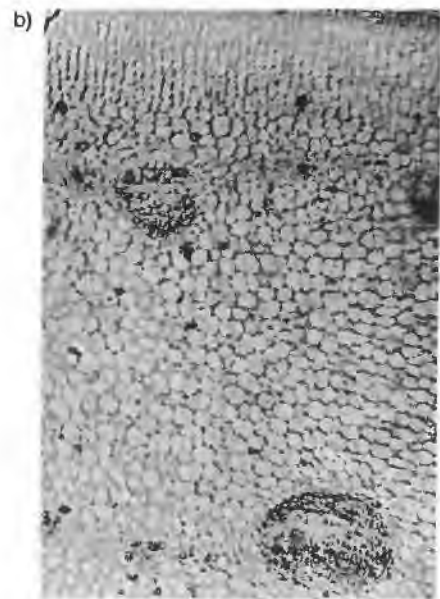
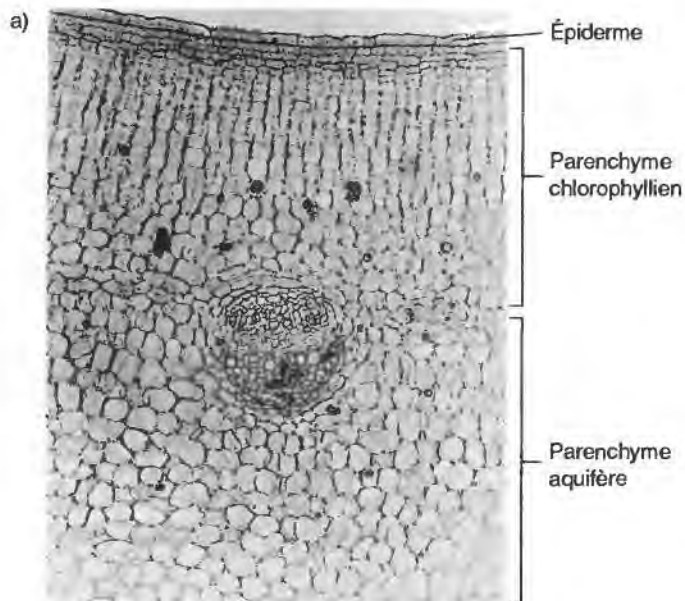


Figure 22.21

Dessin d'ensemble d'un faisceau de Potamogeton et détail d'un secteur de cette structure anatomique.



L'anatomie des plantes succulentes favorise surtout l'accumulation et le maintien de réserves d'eau.

Dans les *rhizomes*, les tissus de soutien sont ou faiblement développés ou absents mais les formations protectrices sont plus importantes que sur les tiges aériennes.

22.4 Collet, hypocotyle, épicotyle

Le **collet**, région de transition entre les structures anatomiques caractéristiques de la tige et de la racine, présente une structure complexe d'interprétation difficile. C'est à ce niveau que s'effectue le passage des structures conductrices de la racine à celles très différentes de la tige. Cette transition consiste dans le réarrangement des faisceaux de type simple et alternant des racines au type généralement collatéral de la tige, c'est-à-dire le passage de l'actinostèle à la siphonostèle ou à l'atactostèle.

L'**hypocotyle** est la région comprise entre le collet et les cotylédons, premières feuilles formées par la plante. Comme d'autres régions, il peut se transformer en tubercule; c'est le cas du Radis (*Raphanus raphanistrum*) où l'accroissement en diamètre est assuré par le xylème secondaire (figure 22.23).

Parfois aussi, une ou plusieurs autres parties de la plante contribuent avec l'hypocotyle à la formation de tubercules. Chez la Carotte cultivée (*Daucus carota*), la racine prend une part prépondérante à cette formation alors que, chez la Betterave potagère (*Beta vulgaris*), l'intervention de la racine est relativement peu importante. Enfin, chez le Céleri-rave (*Apium graveolens* cv. *Rapaceum*), la racine, le collet et l'**épicotyle** (l'entre-noeud situé au-dessus des cotylédons) participent ensemble à l'édification du tubercule (figure 10.1).

Figure 22.22

Coupe transversale d'une portion caulinare de Cactacée à tige aplatie: (a) faisceau entouré de parenchyme aquifère; (b) le cercle des faisceaux s'aplatit tout en restant parallèle au bord de la tige.

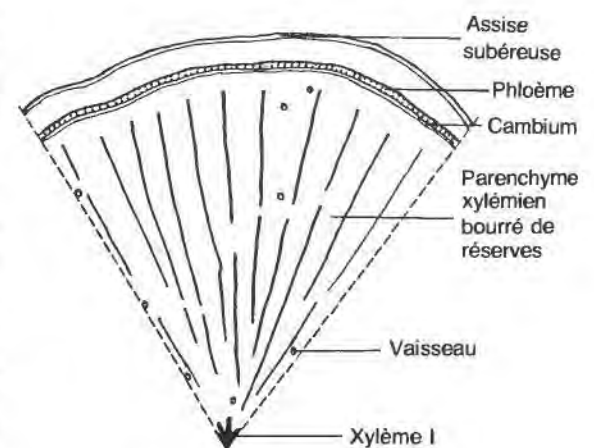


Figure 22.23

Tubérisation par hypertrophie du xylème chez le Radis: dessin d'ensemble d'un secteur de coupe transversale du tubercule.

guide d'étude

Définir ou décrire

22.1 épiderme

- parenchyme cortical
- trace foliaire
- trace raméale
- endoderme
- cylindre central
- péricycle
- moelle
- rayon médullaire
- faisceau conducteur
- structure collatérale des faisceaux
- phloème exarche
- xylème endarche
- pachyte continu
- pachyte discontinu
- couche annuelle
- aubier
- cœur ou duramen
- rhytidome
- bourrelet de cicatrisation

22.2 atactostèle

- faisceau fermé
- cambium fasciculaire
- cambium extrafasciculaire
- faisceau concentrique amphivasal

22.3 liber périmédullaire

- faisceau bicollatéral
- liber intraligneux
- tige aplatie
- formation libéro-ligneuse surnuméraire
- formation tertiaire
- faisceau inversé
- aérenchyme

22.4 collet

- hypocotyle
- épicotyle

Quelques questions

Quelle est la structure du parenchyme cortical des tiges de Dicotylédones?

Comment se présente l'endoderme dans les tiges des Dicotylédones?

Quelle est la structure anatomique du cylindre central dans les tiges des Dicotylédones?

Quelle est la structure histologique du péricycle dans la tige?

Quelle est la structure histologique de la moelle des tiges?

Quelle est le sens de la différenciation du xylème et du phloème primaires dans la tige?

Comment et où se forme le cambium dans les tiges?

Comment se forment les structures secondaires dans les tiges?

Quelle est l'incidence du fonctionnement des structures secondaires sur la disposition des structures primaires dans la tige?

Comment se présente le pachyte discontinu dans les tiges?

Quelles sont les différences de structure entre le pachyte des tiges de Dicotylédones et celui des Gymnospermes?

Quelle est la structure anatomique des tiges immergées des plantes aquatiques?

Quelles sont les principales différences anatomiques entre les tiges aériennes et les rhizomes?

Quelles sont la structure et la disposition des faisceaux chez les Monocotylédones?

Quelles sont les différences de structure entre les faisceaux inversés et les faisceaux concentriques amphivasaux?

Expliquer comment les plantes succulentes et les sclérophytes se sont adaptées chacune à leur manière à la vie en milieu sec.

Dresser un tableau comparatif des caractéristiques de la structure anatomique des tiges des Monocotylédones et des Dicotylédones.

Corriger les inexactitudes et justifier les énoncés qui s'y prêtent

L'anatomie des tiges des Monocotylédones et des Gymnospermes est très semblable.

Les Dicotylédones se reconnaissent à l'absence presque générale de structure secondaire dans les tiges.

Dans la tige, la limite entre le cylindre cortical et le cylindre central est moins évidente que dans la racine.

Dans les tiges des Dicotylédones, le nombre de faisceaux est très variable selon les espèces.

Dans la tige comme dans la racine des Dicotylédones, le pachyte peut être continu ou discontinu.

Dans les vaisseaux collatéraux, tout le phloème de ces formations est situé à l'extérieur du xylème.

Le pachyte continu est présent dans le tronc et les branches des arbres, des arbustes, des arbrisseaux et de quelques plantes herbacées.

Dans les structures secondaires des tiges et des racines des Dicotylédones, la différence de diamètre des vaisseaux permet de déterminer l'âge des arbres. Cette mesure s'effectue habituellement à partir du tronc.

La structure des bois d'aubier et de coeur étant identique, c'est la position de ces zones qui les distingue.

Dans la tige, plusieurs assises de liber peuvent se former successivement.

Le fonctionnement du cambium peut être inégal dans certains secteurs de la tige.

Tant dans la tige que dans la racine, la différenciation du xylème primaire est centripète.

Comme le phloème primaire de la racine, celui de la tige est endarche.

Dans la très large majorité des cas, les structures des tiges de Monocotylédones et de Dicotylédones diffèrent très profondément.

La structure anatomique de l'épicotyle est complexe.

Les plantes aquatiques immergées ne possèdent pas de stomates mais un parenchyme aquifère très important.

Dans certains cas, la tubérisation de l'hypocotyle est assurée par l'accroissement du xylème secondaire.

La tubérisation n'implique jamais l'intervention simultanée de plusieurs organes ou régions de la plante.

la feuille

Cette expansion latérale de la tige est constituée de *tissus qui sont pour une large part le prolongement des tissus correspondants de la tige*.

Contrairement à la racine et à la tige qui ont une *symétrie axiale*, la feuille est un organe à *symétrie bilatérale*. Cette différence se manifeste dès le pétiole.

23.1 La feuille des Dicotylédones

Les différentes parties de la feuille, base foliaire, pétiole et limbe, présentent d'importantes différences de structure.

Base foliaire: gaine, ligule, stipule

L'épiderme et le parenchyme de la gaine et de la ligule, quand celles-ci existent, présentent les mêmes caractères que ceux de la tige. Les faisceaux cribro-vasculaires forment un *arc largement ouvert* dans lequel le xylème est situé du côté ventral (face supérieure) et le phloème du côté dorsal (figure 23.1). Ces *éléments vasculaires sont la continuation des traces foliaires*, tissus conducteurs reliant ceux de la feuille à ceux de la tige à travers l'écorce de cette dernière.

Pétiole

Limité par l'épiderme qui est également le prolongement de celui de la tige, le pétiole est constitué de *parenchyme fondamental* contenant *un ou plusieurs faisceaux libéro-ligneux* (figure 23.2). Les cellules parenchymateuses sont légèrement chlorophylliennes et allongées parallèlement à l'axe de l'organe. Du collenchyme sous-épidermique y est souvent présent.

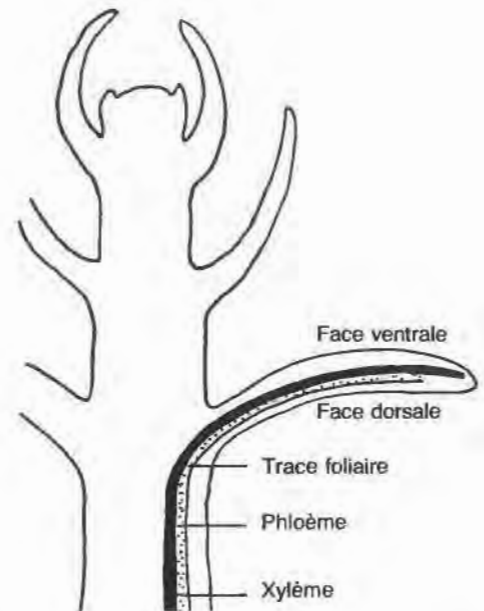
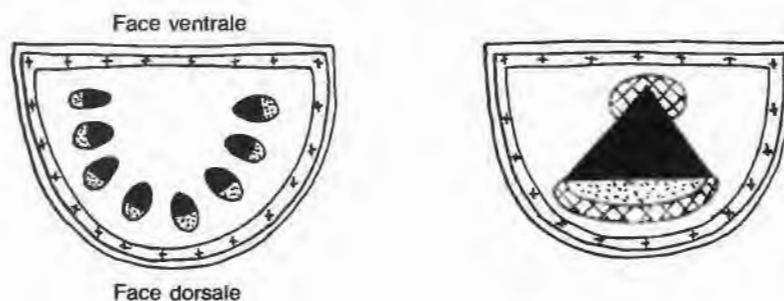


Figure 23.1
Coupe longitudinale schématique d'un sommet de tige montrant le parcours et l'orientation des tissus conducteurs dans la tige et dans la feuille.



Figure 23.2
Schémas de quelques exemples de structure anatomique de pétioles coupés transversalement.

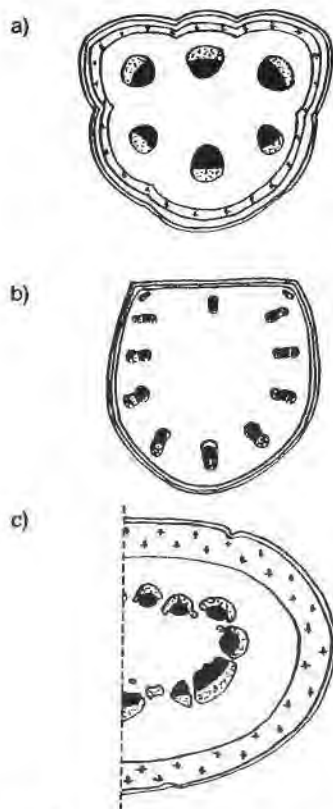


Figure 23.3
Coupe transversale du pétiole chez (a) la Violette, (b) le
Tussilage et (c) le Figuier.

Figure 23.4
Dessin d'ensemble d'une coupe transversale de limbe
d'*Hellébore*.

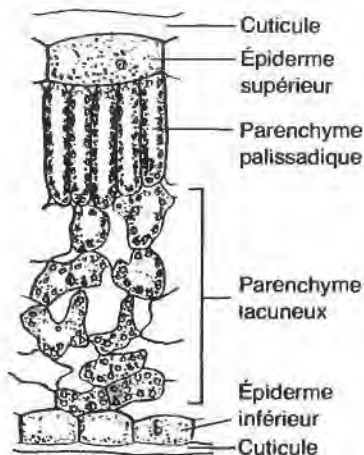


Figure 23.5
Dessin de détail d'une coupe transversale de feuille
d'*Hellébore* à mésophylle bifacial asymétrique.

L'organisation des tissus conducteurs se simplifie à mesure qu'ils s'éloignent de la tige. En anatomie comparée, la structure de la base du pétiole est la plus importante. Les tissus conducteurs y forment habituellement un **arc largement ouvert**, constitué d'une seule entité ou fragmenté en plusieurs éléments; **le xylème est situé du côté ventral de la feuille**. Dans certains cas, ils constituent un cercle complet, parfois continu; le xylème, dans ces dernières éventualités, est orienté vers le centre du cercle (figure 23.3).

L'endoderme et le péricycle sont continus et plus ou moins distincts. L'endoderme est dépourvu de bandes de Caspary mais la **gaine fasciculaire** qu'il forme est identifiable par sa richesse en amidon. Des formations sécrétrices peuvent être présentes.

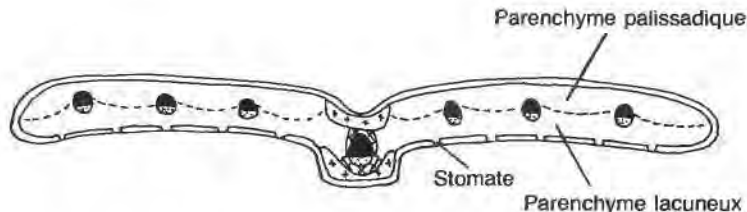
Limbe

Typiquement, le limbe comporte trois tissus ou régions: l'épiderme, le mésophylle et les nervures (figures 23.4 , 23.5 et 23.6).

L'épiderme

Cette assise cellulaire recouvre toute la surface du limbe. Selon la face du limbe recouverte, on distingue:

- l'**épiderme ventral** de la face supérieure fortement cutinisé et habituellement dépourvu de stomates;
- l'**épiderme dorsal** à cuticule plus mince et riche en stomates.



Le mésophylle

Cette formation est un parenchyme chlorophyllien, le plus souvent **bifacial asymétrique** comprenant:

- une ou plusieurs couches de **parenchyme palissadique**, riche en chloroplastes, méatique (les méats sont surtout visibles dans une coupe tangentielle de feuille) et situé sous l'épiderme supérieur contre lequel ses cellules prismatiques sont disposées perpendiculairement;
- du **parenchyme lacuneux**, localisé entre l'épiderme inférieur et le parenchyme palissadique, moins riche en chloroplastes que ce dernier et présentant de grandes lacunes entre ses cellules arrondies.

Le mésophylle *bifacial asymétrique* est très largement répandu; il se rencontre dans les feuilles étalées horizontalement.

Le **mésophylle homogène** consiste en un tissu méatique et constitué de cellules toutes semblables. Les Plantains (*Plantago*) et la plupart des Monocotylédones présentent ce type d'organisation qui se rencontre surtout dans les feuilles dont les deux faces reçoivent un éclairage de même intensité (figure 23.7, b).

Beaucoup plus rare, le **mésophylle hétérogène symétrique** est caractérisé par une couche médiane de parenchyme lacuneux recouverte de part et d'autre de parenchyme palissadique (figure 23.7, a). Cette structure se rencontre, entre autres, dans les folioles de Cassia (*Cassia*, Césalpiniciacées) et chez les Eucalyptus (*Myrtacées*), qui présentent la tranche de leurs feuilles au soleil.

Dans certains cas, le mésophylle contient :

- une ou plusieurs couches d'**hypoderme** situées sous l'épiderme supérieur; cette assise nonchlorophyllienne est considérée comme un **tissu aquifère** et un **tissu protecteur** des cellules chlorophylliennes contre une insolation intense (le Bananier, *Musa*; le Figuier, *Ficus carica*; le Laurier-rose *Nerium oleander*, figure 23.8);
- des **formations de soutien**: amas de sclérenchyme, de collenchyme ou de sclérites;
- des **éléments sécréteurs variés**.

Les nervures

La **nervure principale ou médiane** et les **nervures secondaires** sont visibles sur les deux faces de la feuille et saillantes sur la face dorsale. Elles prolongent dans le limbe les tissus conducteurs du pétiole et des racines foliaires qui les relient aux tissus conducteurs du cylindre central caulinaire (figure 23.9). Les nervures contiennent un parenchyme homogène peu chlorophyllien, des tissus de soutien et surtout des **tissus conducteurs** (figure 23.10).

Les faisceaux sont entourés, comme dans le pétiole, d'une gaine de cellules ressemblant à un endoderme dépourvu de bandes de Caspary (figure 23.11).



Figure 23.8
Hypoderme de la feuille de Laurier-rose vu en coupe transversale (photo P. Demalsy).

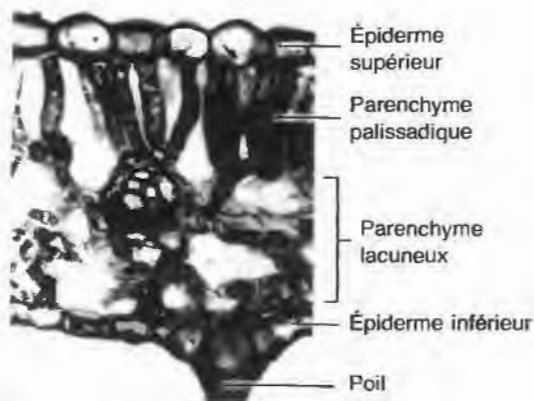


Figure 23.6
Coupe transversale dans le limbe d'une feuille de Verveine à mésophylle bifacial asymétrique.

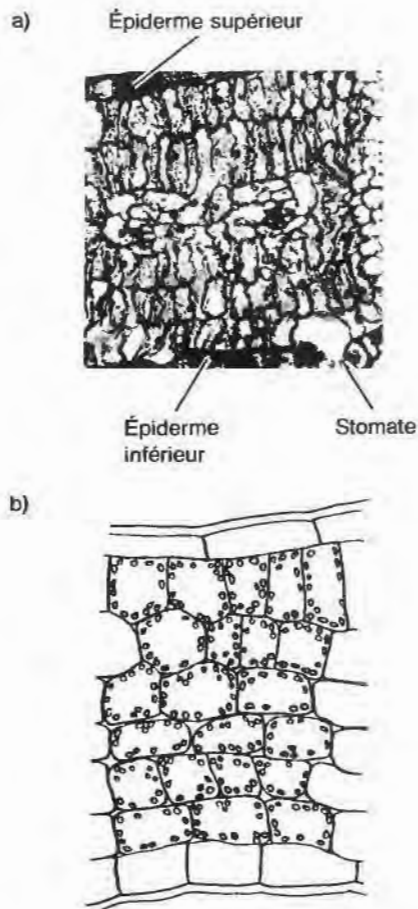


Figure 23.7
Coupes transversales d'une portion (a) de feuille à mésophylle hétérogène symétrique de *Silphium laciniatum* et (b) de feuille à mésophylle homogène de *Plantain*.

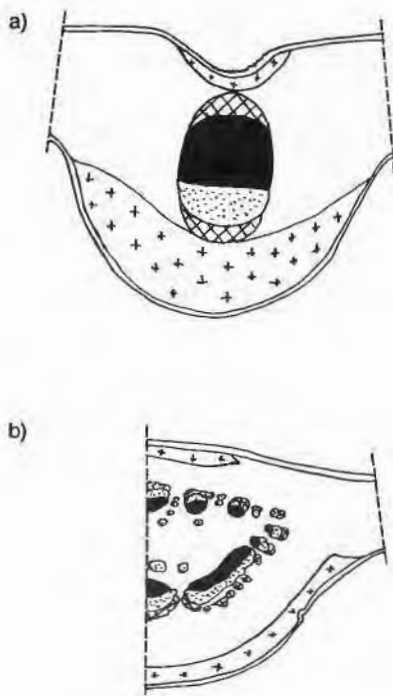


Figure 23.10

Dessins d'ensemble de coupes transversales chez deux Dicotylédones: (a) d'une nervure médiane de feuille d'Hellébore, (b) d'une partie de la nervure médiane d'une feuille de Figuier.

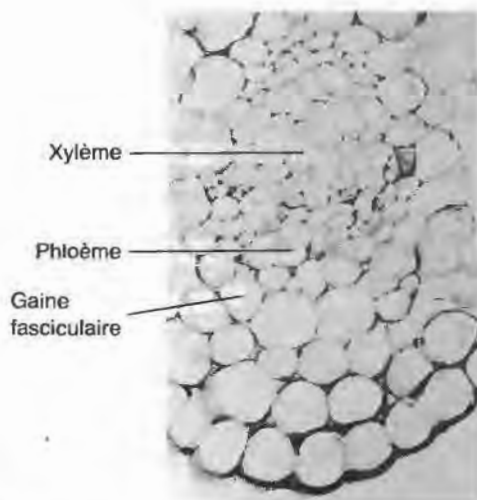


Figure 23.11

Gaine fasciculaire bien distincte autour de la nervure médiane d'une feuille de Verveine (Dicotylédones) coupée transversalement.

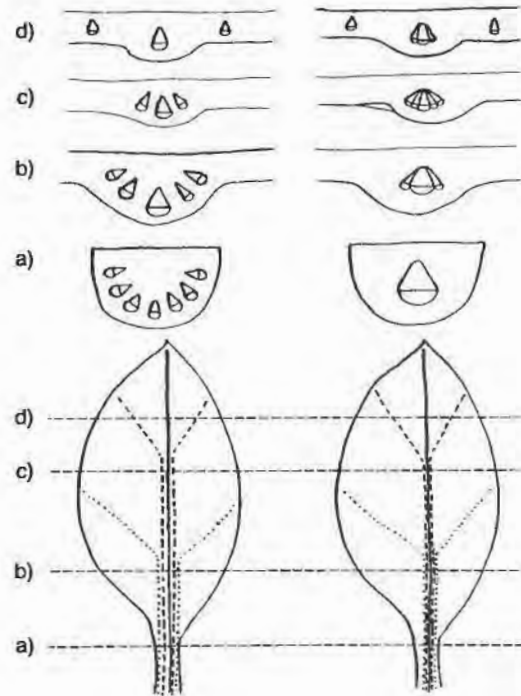


Figure 23.9

Parcours de faisceaux dans la feuille: A, B, C, D, correspondent à différents niveaux de la feuille de plus en plus éloignés de la tige.

La structure des nervures se simplifie à mesure que les niveaux observés sont plus éloignés du pétiole. Les nervures de gros calibre reproduisent la disposition des faisceaux cribro-vasculaires décrite dans le pétiole. Un cambium peut y fonctionner temporairement (figure 23.12).

Les nervures secondaires se ramifient et forment un réseau qui émet d'ultimes ramifications se terminant librement dans le parenchyme et dans lequel le phloème est même souvent absent.

Chez certaines plantes, des nervures sont reliées aux hydrotodes.

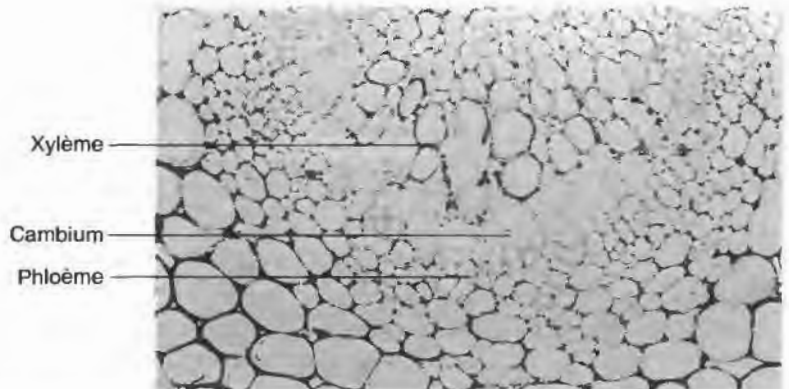


Figure 23.12

Présence d'un cambium dans la nervure principale d'une feuille de Troène (Dicotylédones) vue en coupe transversale.



Figure 23.13
Dessin d'ensemble d'une feuille de Narcisse (Monocotylédones) coupée transversalement.

23.2 La feuille des Monocotylédones

L'étude des feuilles de Monocotylédones met en évidence quelques caractères propres à ce groupe (figure 23.13).

Les cellules épidermiques sont allongées et possèdent des parois rectilignes, peu sinueuses (19.8, a et b). Les stomates sont fréquemment répartis de manière égale sur les deux faces.

Chez certaines Poacées, en particulier chez des espèces **xérophiles** (des milieux arides), l'épiderme ventral présente des cellules particulières, les **cellules bulliformes** et **motrices**, différant des autres par leur forme (figures 23.15, 23.16 et 23.17). En provoquant le repli ou l'enroulement des feuilles en période de sécheresse (figure 23.15), ces cellules accroissent la protection contre la dessiccation.

Le **mésophylle** est habituellement *homogène* (figure 23.14).

Les **nervures**, au sein desquelles on distingue une nervure médiane et des nervures marginales, sont *parallèles et reliées entre elles par de fines nervures transversales*. Le réseau signalé chez la plupart des Dicotylédones manque chez les Monocotylédones.

Les cellules de la **gaine fasciculaire** présentent parfois des épaississements semblables à ceux de l'endoderme (figures 23.16 et 23.17). Les caractéristiques de cette gaine ont un intérêt systématique (figures 23.14, 23.16 et 23.17).

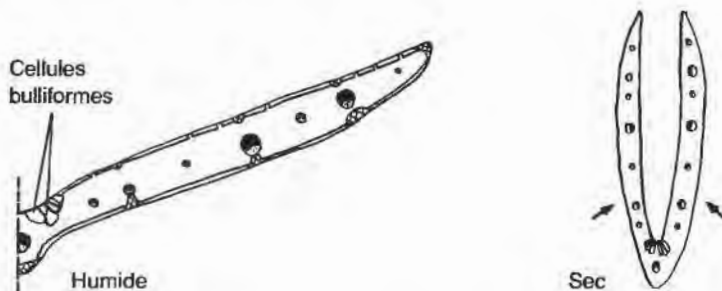


Figure 23.15
Résultat du fonctionnement des cellules bulliformes chez le Pâturin (coupes transversales).

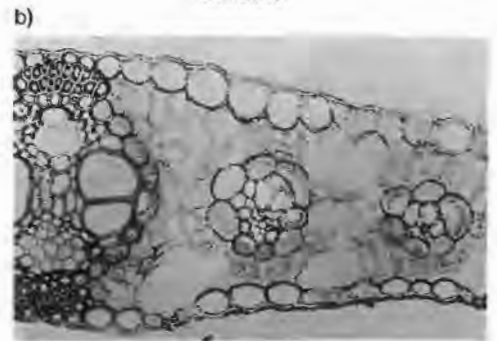
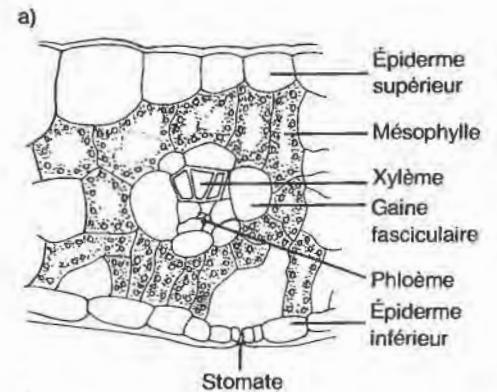


Figure 23.14
(a) Coupe transversale d'un fragment de feuille de Maïs;
(b) dessin de détail au niveau d'une nervure.

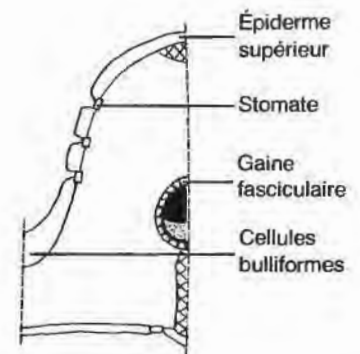
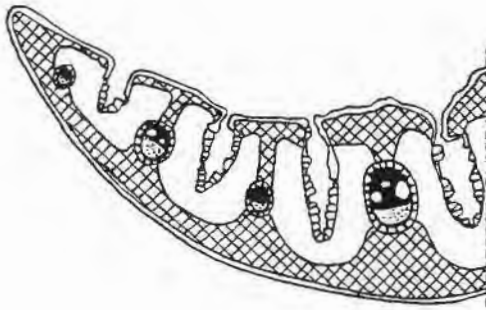


Figure 23.16
Dessin d'ensemble de la nervure médiane d'une feuille de Fétuque (Poacées) adaptée à l'enroulement par temps sec (coupe transversale).

a)



b)

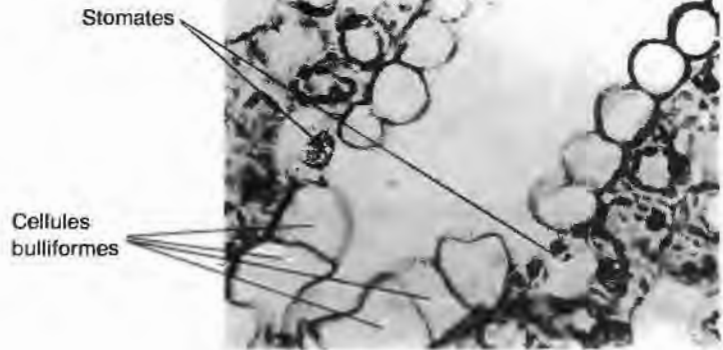


Figure 23.17

Structure en coupes transversales d'une feuille de Poacées xérophiiles: noter en (a) l'abondance du sclérenchyme, l'épaississement des cellules de la gaine fasciculaire et les cellules bulliformes, en (b) la présence de stomates au fond de cryptes. À relever également que, dans ce cas, la position du xylème constitue le seul indice valable permettant de déterminer correctement l'orientation de la feuille car les stomates sont strictement confinés aux cryptes de la face ventrale.

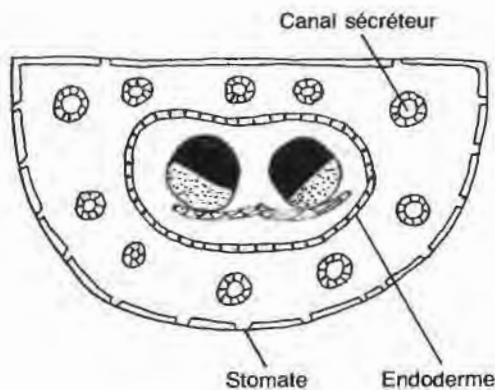


Figure 23.18

Dessin d'ensemble d'une coupe transversale de feuille de Pin.

23.3 La feuille des Gymnospermes

La feuille du type **aiguille** de Pin sera particulièrement prise en considération dans cette étude (figure 23.18).

Les cellules de l'**épiderme** ont des parois très épaisses et fortement cutinisées (figure 19.9, a).

L'**hypoderme** à parois épaisses et lignifiées est interrompu au niveau des stomates souvent enfoncés (figure 19.9, a). Ceux-ci sont disposés en files parallèles au grand axe de la feuille.

Le **mésophylle** est homogène mais ses cellules développent des crêtes ou des replis pénétrant profondément dans la cavité cellulaire (figures 19.9, a et 23.20). Ces crêtes, tapissées de chloroplastes tout comme les autres parties de la paroi cellulaire, augmentent le pouvoir photosynthétique de la feuille. Des **canaux résinifères** sont présents à la périphérie du mésophylle (figure 23.18). Quelques genres, surtout à limbe étalé (*Cycas*, *Ginkgo*, *Abies*, *Araucaria*), ont un mésophylle du type **bifacial asymétrique** avec parenchyme palissadique et lacuneux.

Deux **faisceaux cribro-vasculaires** constituent le système conducteur de l'aiguille (figure 23.18). Xylème et phloème y occupent une position respective identique à celle des autres feuilles.

Les faisceaux sont entourés d'un **tissu de transfusion** (figure 23.19). Particulier aux Gymnospermes, celui-ci est constitué de cellules parenchymateuses vivantes, à parois cellululosiques, et de cellules mortes dont les parois lignifiées présentent des **ponctuations aréolées**. Le rôle de ce tissu est mal connu.

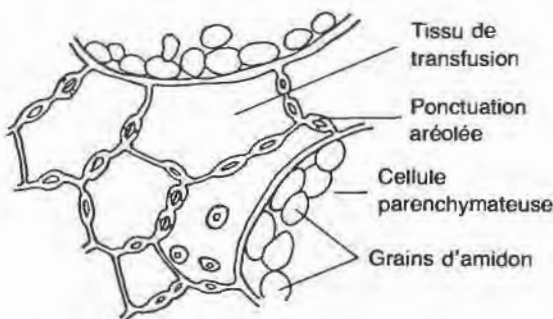
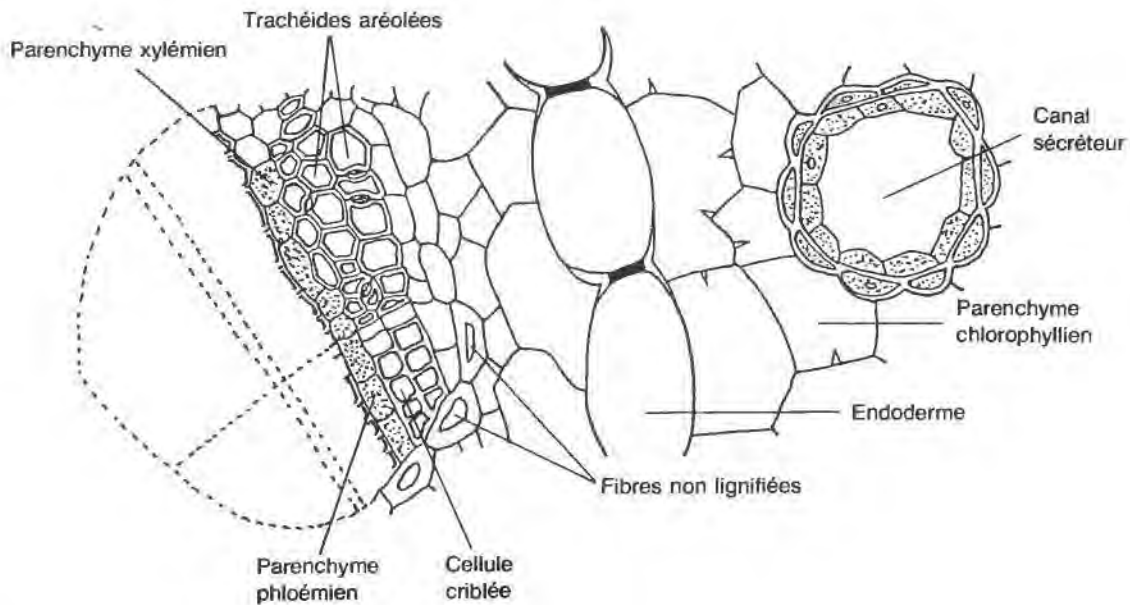


Figure 23.19

Tissu de transfusion dans une aiguille de Pin.



Un **endoderme** avec cadre de Caspary bien net peut être observé (figure 23.20).

Ce type de feuille est étroitement relié à celui des *sclérophytes*.

Figure 23.20
Dessin de détail de quelques cellules d'un faisceau cribro-vasculaire, de l'endoderme et d'un canal sécréteur dans une coupe transversale de feuille de Pin.

23.4 Adaptations

L'influence du milieu et certaines fonctions particulières transforment parfois profondément la morphologie externe et l'anatomie de certaines feuilles. Quelle que soit cette transformation, la *nature foliaire* de tout organe peut être déterminée par la *disposition caractéristique de ses tissus conducteurs et / ou sa position par rapport à d'autres organes*. À titre d'exemple, la nature foliaire d'un organe profondément transformé peut être établie par la présence d'un bourgeon ou d'un rameau à son aisselle ou par la présence d'une paire de stipules à sa base mais aussi et surtout par la disposition des tissus conducteurs comme l'illustre la figure 23.17, a, où les stomates sont localisés dans des cryptes de la face supérieure de la feuille.

Chez les *plantes aquatiques* ou hydrophytes (figure 23.21), les feuilles sont peu cutinisées. Comme les autres parties de la plante, les épidermes foliaires sont dépourvus de stomates, sauf dans les feuilles flottantes où ceux-ci sont présents sur la face ventrale. Ces feuilles sont également caractérisées par l'importance de leur aérénchyme et leur pauvreté en tissus ligneux.

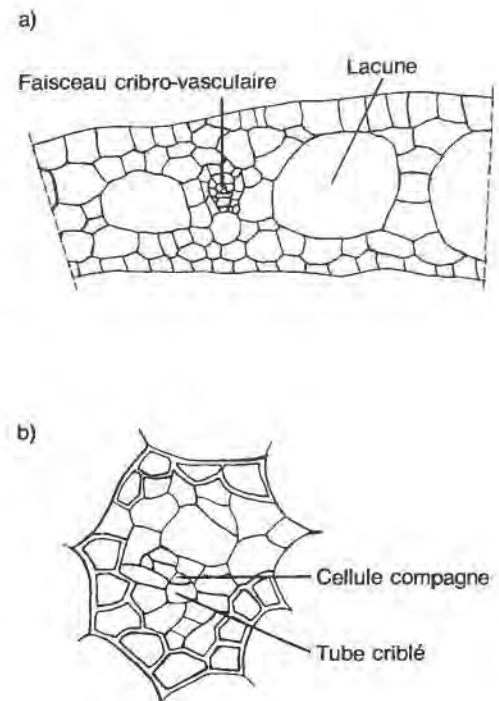


Figure 23.21
Adaptations des feuilles d'une hydrophyte, la Vallisnérie: (a) dessin de détail d'un fragment de feuille et (b) d'un faisceau cribro-vasculaire coupés transversalement.

Figure 23.22

Adaptations des feuilles d'une sclérophyte, le Laurier-rose (coupe transversale).

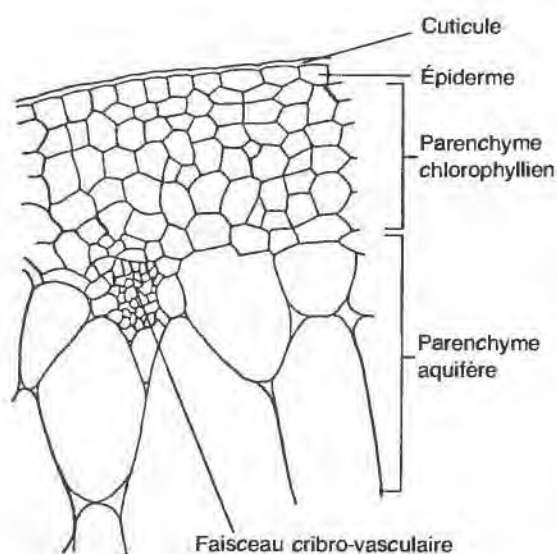
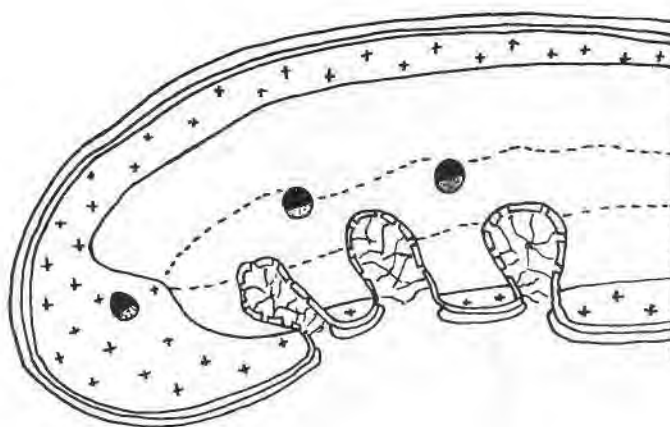


Figure 23.23

Dessin de détail d'une coupe transversale dans un segment foliaire de plante succulente (Aloès).

Les **sclérophytes** développent diverses adaptations visant à réduire la transpiration: cuticule épaisse, enfoncement des stomates, formation de cryptes ou dépressions parfois tapissées de poils et au fond desquelles sont confinés les stomates (figures 23.22 et 23.17), présence de formations aquifères, développement d'une pilosité parfois dense, le **tolementum**. Certaines de ces adaptations ont été mentionnées pour la feuille de Pin.

Dans les assises profondes des feuilles des **plantes grasses ou succulentes**, les cellules contiennent de grandes vacuoles riches en mucilage et en acides organiques (les Crassulacées comme l'Orpin, *Sedum*, et la Joubarbe ou *Sempervivum*; les Agaves; l'Aloès, *Aloe*; figure 23.23). Certaines Euphorbiacées et certaines Cactacées possèdent des feuilles réduites à des épines et qui n'assurent plus la fonction chlorophyllienne, la tige prenant la relève (figure 22.22).

Les **feuilles charnues de réserve**, ou certaines de leurs parties seulement, s'épaississent et accumulent des matières de réserve. Chez l'Oignon (*Allium cepa*), le bulbe tunique est formé par l'hypertrophie de la base des gaines foliaires à parenchyme homogène non chlorophyllien. Les pièces périphériques colorées en jaune, rose ou rouge selon les variétés sont d'autres gaines foliaires; elles ont un rôle protecteur.

guide d'étude

Définir ou décrire

symétrie axiale
symétrie bilatérale

23.1 trace foliaire
gaine fasciculaire
épiderme ventral
épiderme dorsal
mésophylle

mésophylle bifacial asymétrique
 parenchyme palissadique
 parenchyme lacuneux
 mésophylle homogène
 mésophylle hétérogène symétrique
 hypoderme
 nervure principale ou médiane
 nervure secondaire

23.2 xérophile
 cellules bulliformes
 cellules motrices

23.3 tissu de transfusion
 endoderme

23.4 tomentum

Quelques questions

Dresser un tableau comparatif de la structure anatomique des différentes parties des feuilles de Monocotylédones et de Dicotylédones.

Décrire la structure anatomique des feuilles de Gymnospermes du type "aiguille".

Quelle est l'organisation anatomique de la feuille des plantes aquatiques?

Quelles sont les particularités anatomiques des feuilles de sclérophytes?

Quelle est l'organisation anatomique des feuilles de plantes grasses?

Quelle est l'organisation des feuilles de réserve?

Quelle est la structure anatomique d'un aiguillon?

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

Dans les nervures, le phloème se trouve du côté de la face supérieure de la feuille.

Dans le pétiole et dans la feuille, le cambium ne fonctionne que rarement ou de façon très limitée.

Dans quelques genres de Gymnospermes, les feuilles ont un mésophylle du type bifacial asymétrique.

L'organisation des feuilles des Gymnospermes est étroitement apparentée à celle des sclérophytes.

Recherche de l'identité d'un organe

Les dessins d'ensemble de la figure 23.24 représentent chacun une partie de coupe faite dans une épine. Identifier, d'après les caractères de chaque coupe, l'organe fondamental concerné par la transformation.

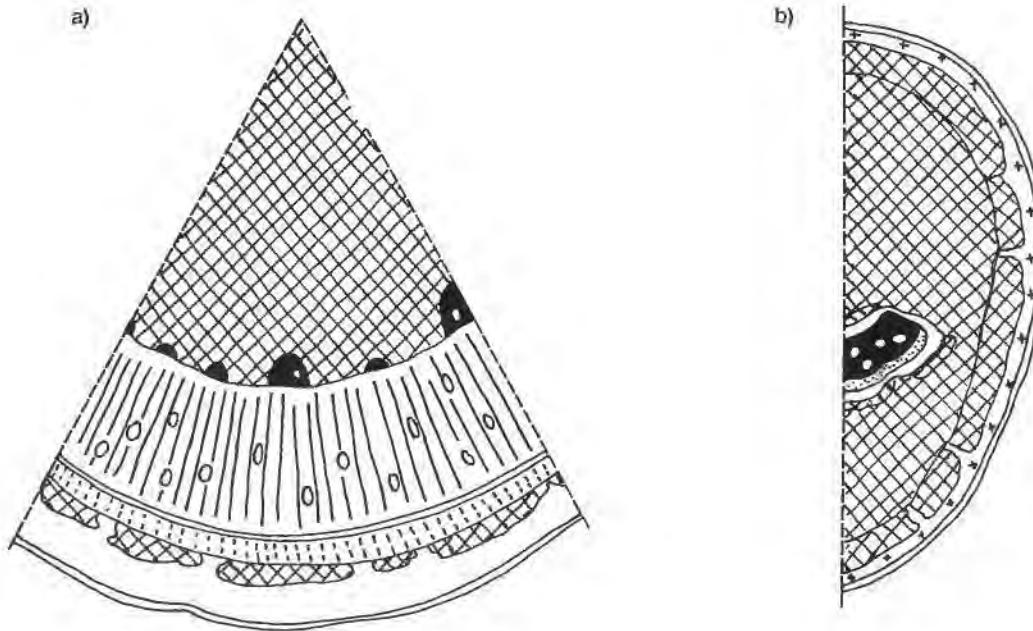


Figure 23.24
Organes à identifier.

pour en savoir plus...

sur l'anatomie

CAMEFORT, H. (1977) *Morphologie des Végétaux vasculaires. Cytologie, Anatomie, Adaptations*. Doin, Paris.

ESAU, K. (1960) *Anatomy of Seed Plants*. John Wiley & sons, New York.

ESAU, K. (1967) *Plant anatomy*. John Wiley & sons, New York.

METCALFE, C. R. & L. CHALK (1965) *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. I and II, Clarendon Press, Oxford.

6^e partie

morphogenèse

CHAPITRE 24 ORGANOGENÈSE ET HISTOGENÈSE 285

24.1 La rhizogenèse 285

24.2 La caulogenèse 289

24.3 La phyllogenèse 295

Guide d'étude 301

organogenèse et histogenèse

Une fois la dormance de la graine levée, les méristèmes mis en place au cours de l'embryogenèse entrent en activité et le resteront pendant plus ou moins longtemps. Selon les espèces, cette durée s'étendra de quelques semaines à plus d'un millier d'années, jusqu'à la mort de la plante. Tout au plus, ces tissus ne connaîtront-ils que des périodes de repos saisonnier, reliées à leur rythme interne de croissance ou imposées par des réactions physiologiques aux conditions environnementales.

Cette *persistance des zones de croissance apicales* tout au long de la vie des individus est propre aux Spermatophytes et à la plupart des végétaux supérieurs. Elle les distingue des animaux chez lesquels les tissus d'accroissement ont totalement disparu chez l'adulte.

La croissance des plantes est la résultante de deux phénomènes complémentaires, la *meresis* ou **mérèse** (formation de nouvelles cellules par mitoses) et l'*auxesis* ou **auxèse** (élongation et étirement des cellules formées). La **différenciation**, dont l'élongation cellulaire fait partie, est la dernière étape de l'histogenèse. L'organisation et l'agencement des différents tissus formés résultent de la combinaison de ces phénomènes.

La tige et la racine ont une organogenèse propre et distincte. La **phyllogenèse** ou morphogenèse de la feuille est au contraire étroitement associée à la **caulogenèse** ou morphogenèse de la tige.

24.1 La rhizogenèse

Origine et croissance de la racine principale.

La racine est formée à partir de la **radicule** de l'embryon.

La **zone de mérése** (figure 24.3) n'est pas située à l'apex mais est *subterminale*, surmontant un **centre quiescent** dont les cellules ne se divisent pas ou ne le font que très peu.

La **zone d'entretien de la coiffe** est située sous le centre quiescent au sein des *cellules profondes de la coiffe*. Ces cellules se caractérisent par leur *forme rectangulaire* et se divisent surtout par des *divisions périclinales*.

L'activité du méristème racinaire ne s'effectue pas de façon anarchique. Les cloisonnements y sont au contraire rigoureusement orientés,

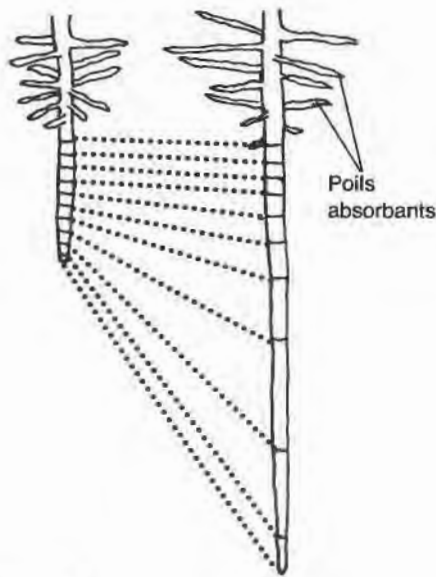


Figure 24.1
Localisation de la zone de croissance dans la racine au moyen de traits distants de 1 mm tracés à l'encre de Chine sur une très jeune plantule.

délimitant des lignées de cellules topographiquement définies et disposées en *files cellulaires longitudinales* régulières à partir de la zone de mérése (figure 24.2).

Dans la **zone d'élongation** ou d'**auxèse**, les mitoses se raréfient et la taille cellulaire augmente, surtout grâce à l'accroissement du volume vacuolaire. Les files cellulaires identifiées à la suite de la mérése ne sont pas toutes identiques. La différence des calibres cellulaires résulte de la combinaison du jeu des divisions cellulaires et du phénomène d'élongation.

L'auxèse est le principal responsable de la croissance en longueur des racines (figure 24.1).

Une théorie acceptée pendant longtemps voulait que la croissance des racines était assurée par la multiplication de cellules initiales situées à l'apex, contre la coiffe. Dans la plupart des cas, l'existence de trois groupes de cellules initiales superposées était admise:

- le *groupe externe* produisant la coiffe;
- le *groupe intermédiaire* à l'origine du cylindre cortical;
- le *groupe interne* des cellules initiales qui évolue en cylindre central (ou stèle), limité par le péri-cycle qui en est l'assise externe.

Différenciation

La *différenciation* permet de mettre en place la structure primaire de la racine par la formation d'un nombre relativement limité de tissus associés de façon définie: l'**écorce** (assise **pilifère** ou **rhizoderme**, **parenchyme cortical** et **endoderme**) et la **stèle** limitée par le **péricycle** et au rôle essentiellement conducteur.



Figure 24.2
Coupe longitudinale de l'extrémité d'une racine de Vesce montrant les files cellulaires résultant de l'activité du méristème subterminal.

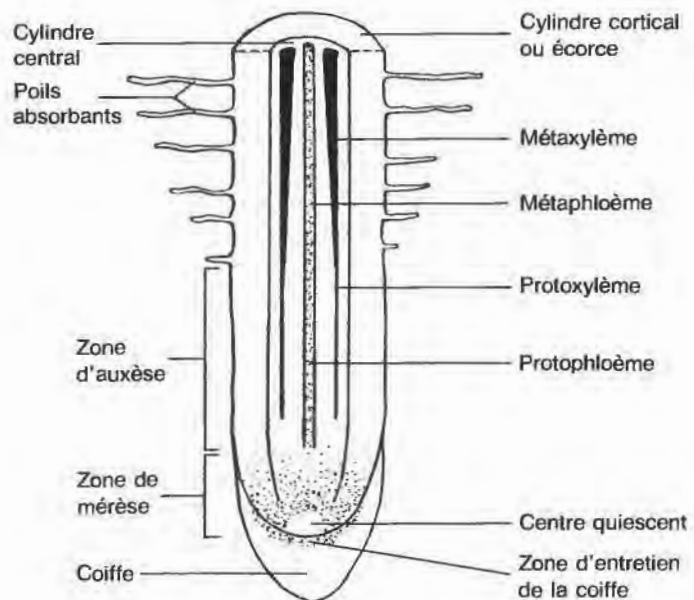


Figure 24.3
Les zones reliées à la croissance de la racine et les éléments importants de la différenciation.

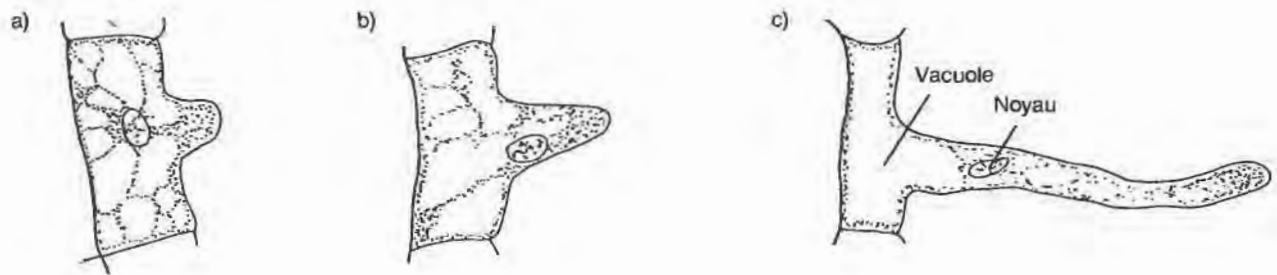


Figure 24.4
(a), (b), (c): stades successifs de la formation des poils absorbants

L'origine et la position du rhizoderme présentent deux possibilités suivant les groupes systématiques.

Chez les Monocotylédones et les Nymphéacées, le **rhizoderme** provient de la différenciation du **protoderme**, assise cellulaire qui recouvre la racine au niveau de la zone lisse. Ce sont les **plantes liorhizes**, chez lesquelles certaines cellules du protoderme évoluent en poils absorbants (figure 24.5, b).

Chez les Gymnospermes et chez les Dicotylédones, à l'exception des Nymphéacées, ce sont *des cellules de la coiffe, contiguës au cortex, qui persistent et qui se différencient en poils absorbants*. Ce mode de formation des poils absorbants caractérise les **plantes climacorhizes**. (figure 24.5, a).

Lorsque la racine croît dans le sol, de nouveaux poils absorbants sont continuellement formés (figure 24.4) alors que les plus anciens meurent. Le rhizoderme se différencie lorsque l'élongation est terminée (figure 24.3).

Dans le cylindre central, le **péricycle** est la première région identifiable. La différenciation vasculaire commence avec l'élongation et la vacuolisation des éléments précurseurs du métaxylème. Ensuite, le **protophloème** est le premier élément conducteur qui se différencie; il est bientôt suivi de l'apparition du **protoxylème**, dont le type de vaisseau permet encore une certaine élongation des tissus (figure 24.7).

Le **cylindre cortical** augmente de diamètre par des divisions périclines et une élongation radiale (suivant le sens du rayon). Dans de nombreuses racines, ces divisions se produisent dans les couches internes du cortex les plus proches du péricycle et y forment de courtes files radiales de cellules qui, dans ce cas, ne traduisent pas une origine secondaire. Avec la mise en place des bandes de Caspary, l'assise interne du cortex devient l'**endoderme**. La différenciation du cortex s'accompagne de l'apparition précoce de méats dans cette région.

La différenciation de l'assise sous-jacente au rhizoderme en **assise subéreuse** ou **exoderme** entraîne le flétrissement des poils absorbants qui cessent leur activité et meurent (figure 24.6).

Chez les Gymnospermes et de nombreuses Dicotylédones, la mise en place du **cambium** constitue le point de départ de la **croissance en épaisseur** de la racine. Dans certains cas, la formation de **liège** produit par le phellogène renforce la protection de la racine.

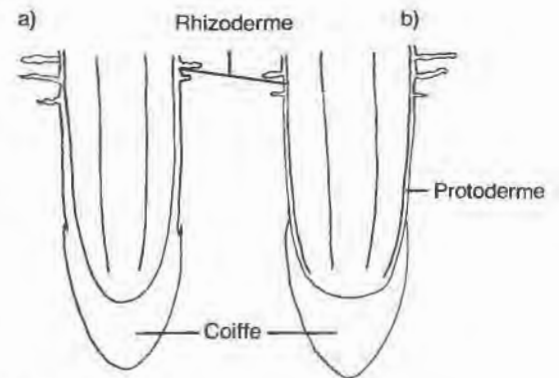


Figure 24.5
Origine du rhizoderme: (a) chez les plantes climacorhizes, (b) chez les plantes liorhizes.

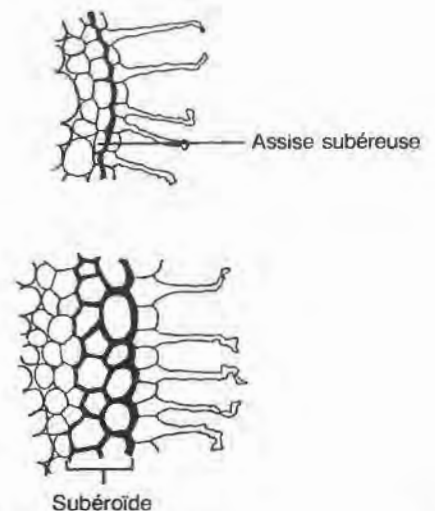


Figure 24.6
La formation de l'assise subéreuse ou du subéroïde contribue au flétrissement du rhizoderme.

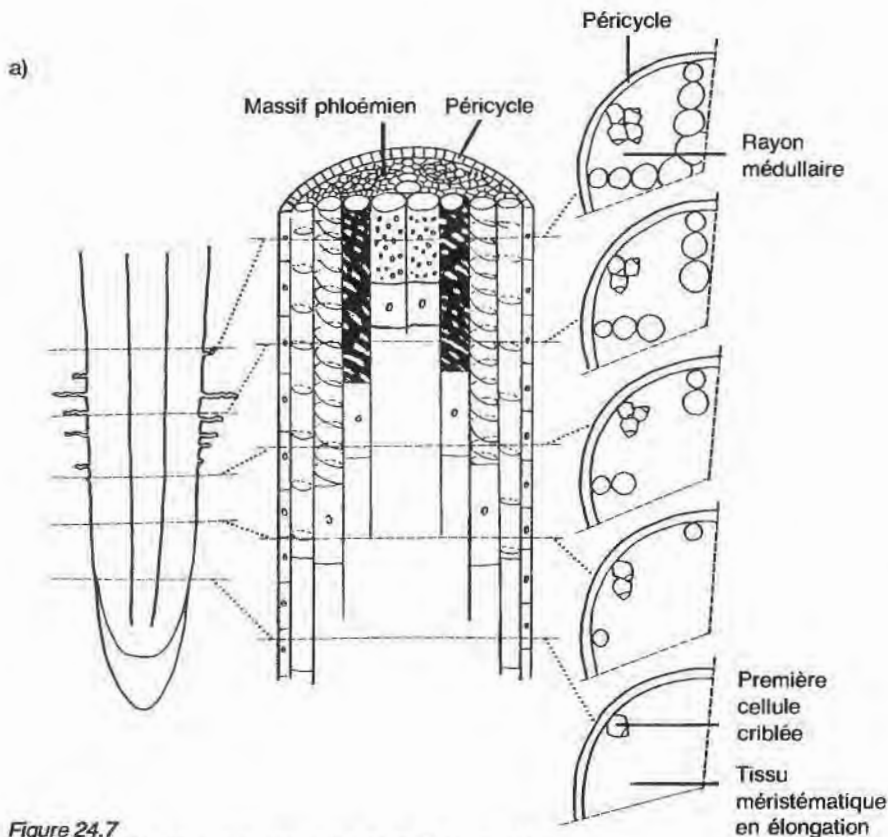
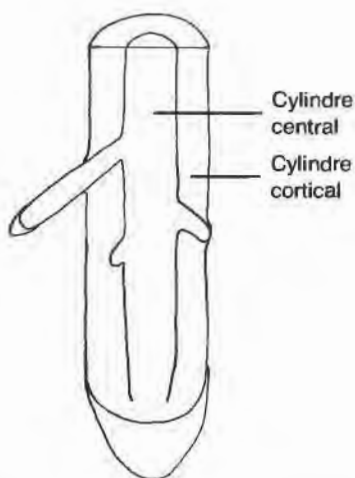


Figure 24.7
(a) Schéma des étapes successives de la différenciation des tissus de la stèle dans la racine, (b) coupe transversale dans une stèle de jeune racine de Renoncule en cours de différenciation.

Dans la racine, la différenciation des faisceaux vasculaires et des massifs phloémiens est centripète. Amorcée dans les cellules voisines du péricycle, elle progresse vers l'intérieur (figure 24.7, a). Dans les massifs vasculaires, la différenciation produit des vaisseaux de plus en plus lignifiés de la périphérie vers le centre. Mais, pour un même niveau de racine très jeune, les futurs vaisseaux du centre de la stèle qui ne sont pas encore lignifiés sont moins différenciés que ceux de la périphérie (figure 24.7, b) bien que leur diamètre soit beaucoup plus grand. La différenciation du massif phloémien ne se traduit pas par des différences aussi marquées entre les éléments du protophloème et du métaphloème.



Ramification de la racine

Les racines secondaires et les radicelles ont une origine endogène (figure 24.8). Elles se forment à partir de **cellules rhizogènes**. Celles-ci sont des cellules péricycliques indifférenciées ou dédifférenciées, situées en des points déterminés, habituellement en face des faisceaux xylémiens (figure 24.9). Par des divisions répétées, elles constituent le méristème apical d'une nouvelle racine. Cette multiplication cellulaire provoque à la surface de la racine l'apparition de protubérances qui deviennent de plus en plus prononcées à mesure qu'elles sont plus éloignées de l'apex. Le refoulement mécanique de l'écorce est suivi de la digestion des tissus corticaux et

Figure 24.8
Coupe longitudinale d'une racine montrant l'origine endogène des radicelles.

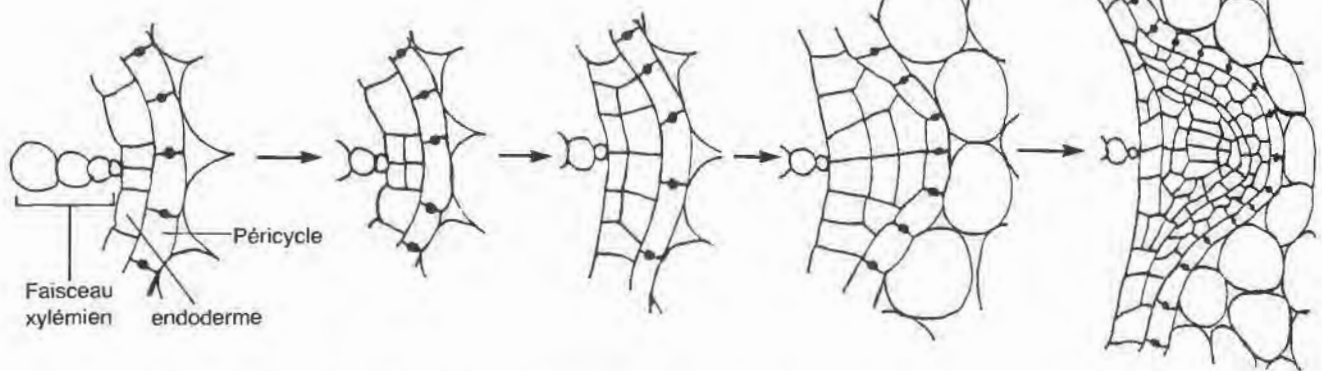


Figure 24.9
Premiers stades de la formation des racines secondaires présentés en coupe transversale.

enfin de l'apparition de la nouvelle racine à l'extérieur (figure 24.10). Le système conducteur de cette racine secondaire se raccordera à celui de la racine principale, à l'endroit où le primordium s'est formé.

Formation des racines adventives

À l'instar des racines secondaires et des radicelles, les *racines adventives*, ont une *origine endogène*. Elles trouvent également leur origine dans une assise cellulaire profonde, homologue du péricycle.

24.2 La caulogenèse

Origine de la tige

Une coupe longitudinale de bourgeon terminal permet d'observer des **primordiums foliaires** ou ébauches de feuilles. Ils sont séparés par des **entre-noeuds** très courts et entourent le **méristème apical**. Celui-ci apparaît souvent comme un mamelon central (figure 24.11).

La tige provient de la tigelle et du fonctionnement de la **gemmule embryonnaire**. Dans celle-ci d'abord et dans le bourgeon apical ensuite, se trouve un **centre quiescent** surmontant une **région de mérése** à laquelle font successivement suite la **zone d'étirement** ou d'élongation cellulaire (**auxèse**) et la **zone de différenciation**. Parallèlement, l'organe subit un épaississement d'origine primaire et/ou secondaire selon le cas.

Le méristème apical

L'embryon porte à son sommet un **méristème apical** surmontant un **axe portant des primordiums foliaires** de plus en plus différenciés à mesure qu'ils sont plus distants du sommet (figure 24.11).

Par leurs divisions, certaines cellules de ce massif produiront les diverses régions de la tige; elles constituent le **méristème terminal** ou **apical** (figure 24.11, b). Ce méristème est plus complexe que celui

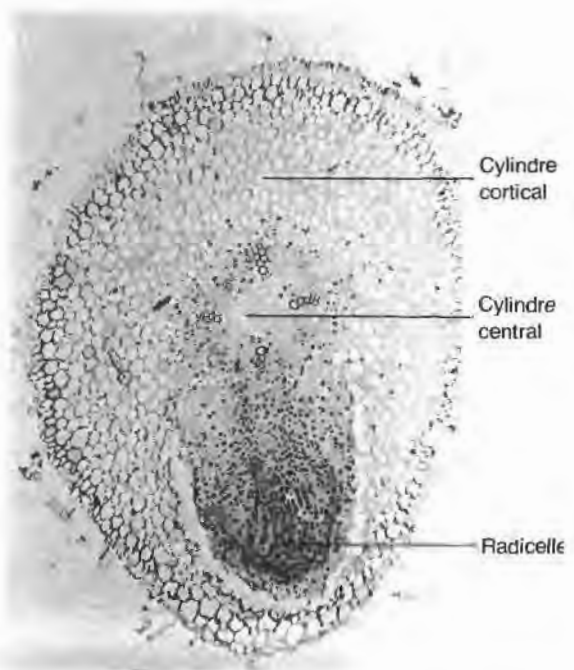


Figure 24.10
Racine secondaire émergeant du cortex de la racine principale chez la Vesce.

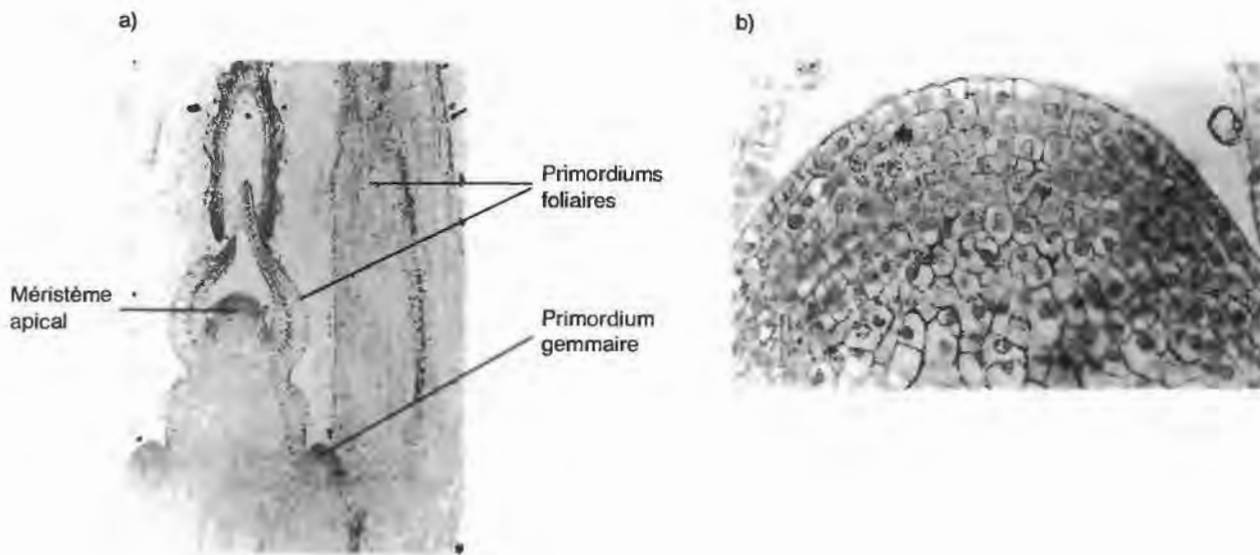


Figure 24.11
(a) Bourgeon apical de *Coléus*, (b) détail du méristème apical.

des racines parce que son activité comprend la formation des feuilles et des bourgeons axillaires qui sont à l'origine des rameaux. Par ailleurs, qu'elle soit aérienne ou souterraine, la tige n'est jamais recouverte d'une formation comparable à la coiffe.

La structure et le mécanisme de fonctionnement de ce méristème ont fait l'objet de nombreux travaux et de plusieurs théories mais les phénomènes qui s'y déroulent ne sont pas encore bien compris dans l'état actuel des connaissances scientifiques: en voici quelques exemples (figure 24.12).

HOFMEISTER (1851) attribuait la croissance de la tige au fonctionnement d'une *cellule initiale unique*. Ce cas se rencontre chez certaines Thallophytes, chez les Bryophytes et chez les Ptéridophytes mais l'initiale unique n'a jamais été trouvée chez les Spermatophytes.

HANSTEIN (1868-70) a tenté d'expliquer la structure du sommet de la tige par sa "*théorie des histogènes*". Trois cellules initiales, apicales et axiales seraient à l'origine de trois feuillettes ou histogènes distincts: dermatogène, périblème, plérome. Cette théorie fut notamment combattue en raison de la distinction difficile, sinon impossible, entre plérome et périblème dans la tige.

La *théorie de la tunica et du corpus*, proposée par SCHMIDT et BUDER en 1924, suggéra une nouvelle conception de l'organisation de l'apex de la tige. Ces auteurs distinguent:

- la **tunica**, formée de cellules externes, petites, disposées en une ou plusieurs assises régulières et se cloisonnant de façon anticline, sauf lors de l'initiation foliaire;
- le **corpus**, constitué de cellules isodiamétriques réparties sans ordre visible et subissant des mitoses diversement orientées. Le corpus est recouvert par la tunica.

La *théorie de l'anneau initial* de PLANTEFOL (1947) et BUVAT (1952) apporte d'autres précisions. Cette théorie reconnaît que les cellules les plus apicales ne se divisent pratiquement pas pendant la période végétative mais qu'elles constituent le **méristème d'attente**. A la limite inférieure de cette zone inactive, se trouve une zone de multiplication cellulaire, l'**anneau initial**; c'est le niveau où se forment les feuilles et la zone périphérique des entre-nœuds. Sous le méristème d'attente se situe le **méristème médullaire** d'où dérivent les tissus centraux de la tige.

Le *méristème d'attente* intervient dans la formation des fleurs et des inflorescences. Il serait partiellement constitué du **proméristème sporogène** et du **proméristème réceptaculaire**. Le méristème d'attente de la plante commence à fonctionner lors de la *mise à fleur*, le phénomène physiologique d'initiation florale (figure 24.12, c).

En fait, aucune théorie n'est sans doute applicable à la totalité des plantes. Ces théories, qui connaissent de chauds partisans et des adversaires convaincus, ont un point commun: la *formation exogène* des organes appendiculaires de la tige.

Les méristèmes apicaux peuvent fonctionner durant toute la vie de la plante et ils confèrent à cette dernière une "*embryogenèse végétative illimitée*".

Chez toutes les Spermatophytes, même celles qui vivent le plus longtemps, ce sont donc les mêmes méristèmes apicaux qui fonctionnent durant toute la vie de la plante. Le Dragonnier (*Dracaena draco*, figure 22.17) et les Séquoias (*Sequoia sempervirens* et *Sequoiadendron giganteum*), dont les méristèmes apicaux peuvent persister pendant plus d'un millier d'années, en sont les exemples les plus connus.

Croissance et différenciation de la tige

Trois tissus dérivent du méristème apical: le **protoderme** qui produira l'épiderme, le **procambium** qui est à l'origine du système vasculaire et le **méristème fondamental** d'où dérivent les tissus fondamentaux. La zone de croissance de la tige est *considérablement plus étendue* que celle de la racine, elle s'étend souvent sur plusieurs centimètres.

L'épiderme

L'*épiderme* provient de l'assise méristématique externe, le *protoderme*, qui se différencie progressivement.

Les *stomates* sont issus du *cloisonnement d'une cellule initiale du protoderme* (figure 19.13). Parfois, celle-ci se divise simplement en deux et l'ostiole se forme par dissociation de la lamelle moyenne de la paroi commune aux deux cellules filles. Dans d'autres cas, plusieurs cloisonnements se succèdent dans la cellule initiale et, finalement, le stomate est pourvu de *cellules annexes* qui peuvent également être chlorophylliennes.

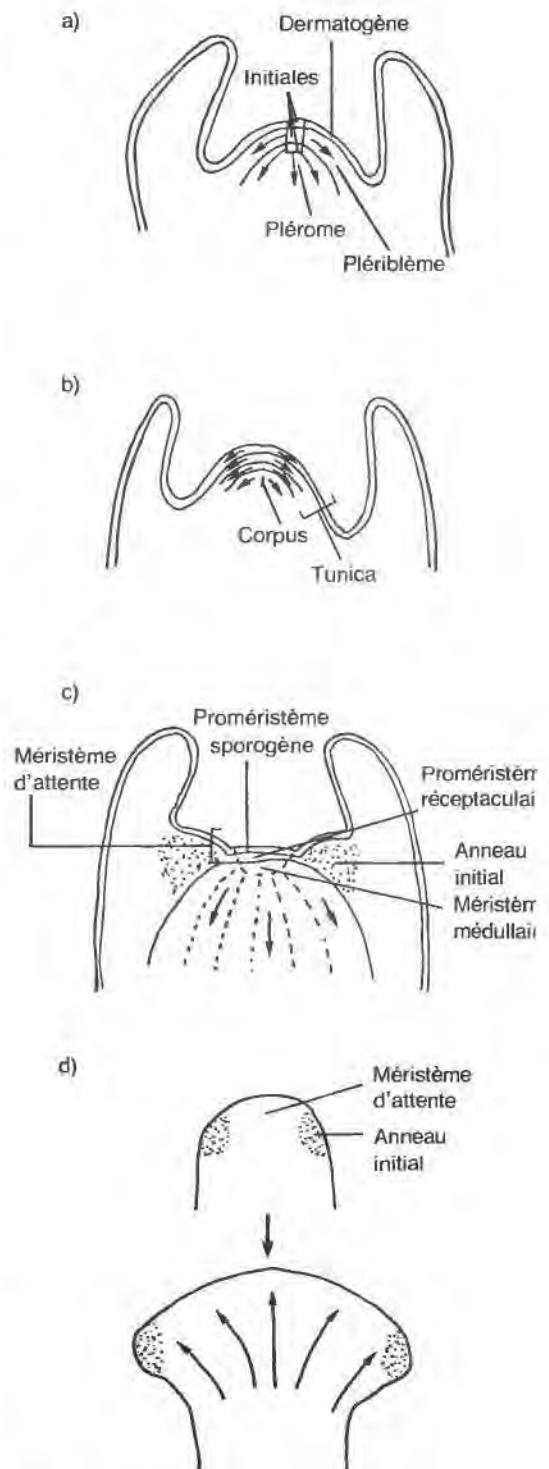


Figure 24.12
Théories sur la structure du méristème apical: (a) théorie des histogènes, (b) théorie de la tunica et du corpus, (c) théorie de l'anneau initial, (d) entrée en activité du méristème d'attente lors de la mise à fleur.

de 40 cm chez le Liseron des haies (*Convolvulus sepium*). Chez certaines plantes, les Poacées notamment, une elongation importante et très rapide peut survenir immédiatement avant la floraison. Ce phénomène résulte de l'action combinée du méristème terminal et des méristèmes intercalaires.

L'allongement de la tige n'a pas lieu au même rythme sur tout son pourtour; il est plus important le long d'une génératrice qui en fait le tour de façon répétée. Ceci entraîne une courbure dans le sens opposé à l'allongement. Ce mouvement, appelé la **circumnutation**, est particulièrement ample chez les plantes volubiles et les lianes; la durée nécessaire à l'exécution d'un tour complet de circumnutation est variable.

Le sens de l'enroulement constitue un caractère spécifique. Si certaines espèces s'enroulent vers la droite et d'autres vers la gauche, une troisième catégorie de plantes volubiles le ferait indifféremment dans un sens ou dans l'autre (voir 3.4).

La croissance en épaisseur de la tige

La croissance en épaisseur des tiges exige des *divisions péricleines* et l'*allongement cellulaire* à la fois dans la *moelle* et dans les *régions périphériques*. Cette croissance des tissus primaires est habituellement modérée chez les espèces où les formations secondaires sont importantes (figure 24.16). Des Dicotylédones herbacées comme les plantes en rosette et plusieurs plantes succulentes ainsi que de nombreuses Monocotylédones peuvent avoir un épaissement primaire important. Cet épaissement s'effectue parfois tellement près de l'apex que celui-ci peut paraître inséré sur un plateau ou même au fond d'une dépression (figure 24.15).

L'étude de la formation des tissus vasculaires de la tige est indissociable de celle de la feuille car la différenciation de ce système est en relation étroite avec celle de l'initiation foliaire. Cet aspect de la question sera traité dans la partie consacrée à la feuille (24.3).

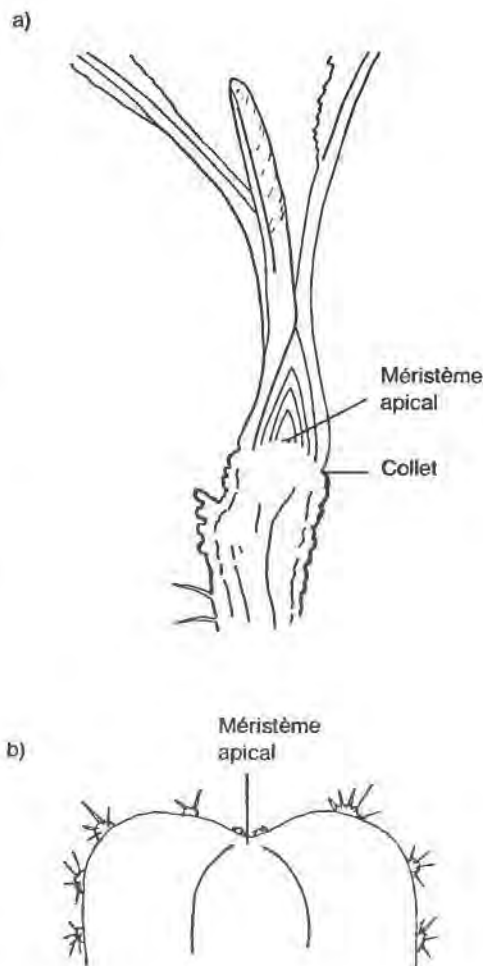


Figure 24.15 Important épaissement primaire de la tige (a) chez le Pissenlit, plante acaule et à feuilles disposées en rosette, et (b) chez une Cactacée.

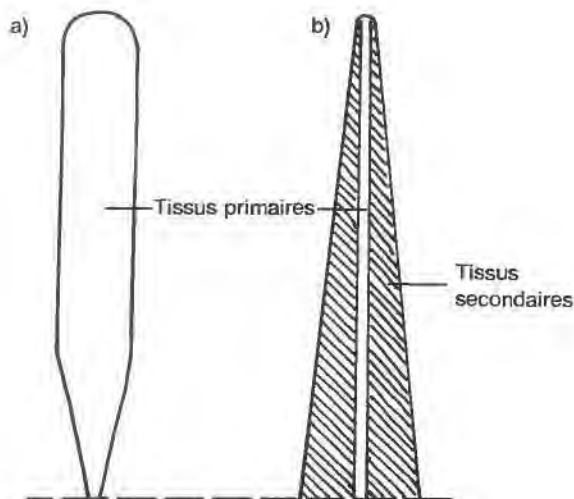


Figure 24.16 Schéma comparatif du mode de croissance de la tige des Monocotylédones et des Dicotylédones: (a) épaissement primaire chez les Monocotylédones et (b) épaissement secondaire chez les Dicotylédones.

Origine des bourgeons

Les bourgeons axillaires

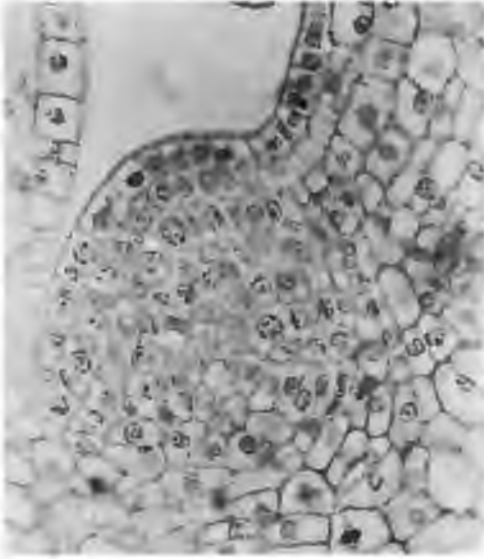


Figure 24.17
Détails de la formation d'un bourgeon axillaire de *Coléus*.

Les rameaux se développent normalement à partir de bourgeons axillaires. La structure de ces bourgeons est semblable à celle de la gemmule (figure 24.17). Les bourgeons axillaires sont produits à partir du tissu méristématique issu de l'apex de la tige, donc en étroite relation avec le méristème terminal.

Leur massif initial, le **primordium gemmaire**, est d'*origine exogène*. Dans les cellules sous-épidermiques, des cloisons, péricleines d'abord, diversement orientées ensuite, produisent un petit massif cellulaire à l'aisselle des feuilles. Des divisions anticlines au niveau de l'épiderme accompagnent cette formation. Cette protubérance est bientôt entourée par des ébauches de jeunes feuilles.

Dans certains cas, notamment chez les plantes ligneuses, elle s'entoure d'**écailles**, feuilles transformées, assurant un rôle protecteur et séparées par des entre-nœuds très courts. Le nouveau rameau s'ébauche d'abord lors d'une période de *mérèse* du jeune bourgeon qui entre ensuite en *dormance*. Lorsque celle-ci est levée, généralement après un hiver, le jeune axe subit une période d'*auxèse*. Celle-ci provoque l'éclatement du bourgeon et coïncide avec la *reprise d'activité du bourgeon*.

La levée de dormance de certains bourgeons peut être très longuement différée. Ce cas peu fréquent est surtout connu chez des familles tropicales comme les Annonacées et les Sterculiacées dont le Cacaoyer (*Theobroma cacao*). Il s'y manifeste par de la **cauliflorie**. Ce phénomène consiste en l'apparition de courts rameaux florifères sur les parties âgées du tronc et des rameaux.

Les tissus conducteurs de la tige et de chaque rameau sont reliés par une **trace raméale**, tissus conducteurs formant généralement un angle droit avec la stèle de la tige et traversant à l'horizontale l'écorce de cette dernière.

Les bourgeons adventifs

Contrairement aux bourgeons axillaires, les bourgeons adventifs ne sont pas produits en relation avec le méristème apical. Ils se forment à partir de tissus divers: cals formés sur des boutures, près de blessures, sur du cambium, à la périphérie du cylindre vasculaire et même à partir de l'épiderme. Ils peuvent apparaître sur tous les organes: racines, tiges, feuilles, inflorescences et même sur l'hypocotyle. Si les bourgeons adventifs sont produits à partir de tissus déjà différenciés, leur formation implique un phénomène de dédifférenciation préalable.

Selon leur localisation, les bourgeons adventifs peuvent donc être d'*origine exogène* ou *endogène*. Dans ce dernier cas, leur formation n'est rendue possible que par la mise à nu des tissus profonds. Ils sont produits par des divisions orientées de façon à produire un méristème apical.

Lorsque ce méristème commence à produire ses premières feuilles, une connection vasculaire s'établit à partir du bourgeon vers le système vasculaire déjà en place.

24.3 La phyllogenèse

Origine de la feuille

La formation des feuilles s'étudie principalement à partir de coupes longitudinales d'un bourgeon terminal.

Les jeunes feuilles y apparaissent d'abord comme de petits bourrelets saillants, les **primordiums foliaires** (figures 24.11, a et 24.18).

Chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, les premiers signes de la formation des feuilles se traduisent par l'apparition de *divisions périclines dans l'assise sous-épidermique de la tige, suivies de divisions anticlines de l'épiderme*. Chez les Monocotylédones, il est fréquent que l'apparition des primordiums foliaires s'accompagne uniquement de *divisions anticlines de l'épiderme*. Chez toutes les Spermatophytes, ces premiers stades confèrent à la feuille une *origine exogène* car seuls des tissus superficiels prennent part à la formation de cet organe.

Les primordiums foliaires ainsi formés entourent l'apex de la tige; ils y sont déjà disposés suivant la phyllotaxie propre à chaque espèce.

Un méristème se forme au sommet de l'ébauche foliaire et produira toutes les cellules de la feuille qui s'allongeront ensuite.

Différenciation

L'orientation des cloisons entraîne la formation d'une *lame mince, large et longue* qui deviendra le limbe. La différenciation du pétiole se produit plus tard (figure 24.19).

Assez curieusement, le *tissu conducteur foliaire*, qui sera relié à celui de la tige dans la feuille adulte, *entreprend sa différenciation au point d'insertion de la future feuille*, lorsque le pétiole n'est pas encore individualisé. La formation du tissu conducteur y est donc étroitement liée à celle de la tige et comprend plusieurs étapes.

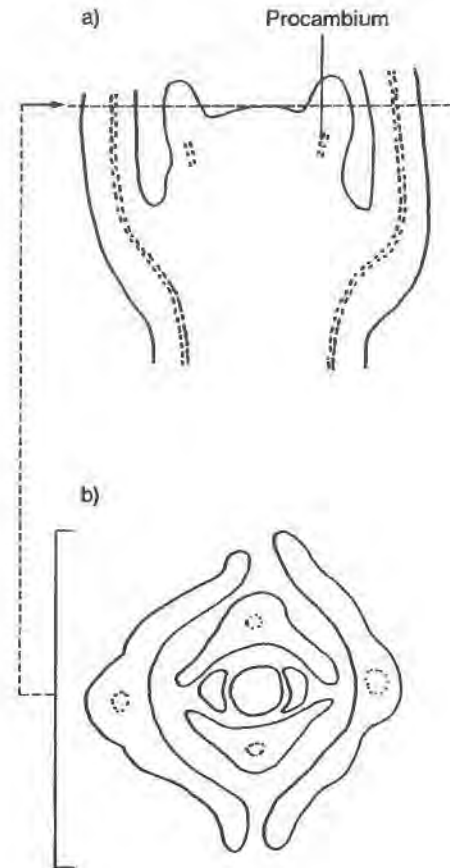


Figure 24.18
Structure de l'apex de tige et début de la mise en place du procambium dans une plante à feuilles décussées; (a) coupe longitudinale, (b) coupe transversale.

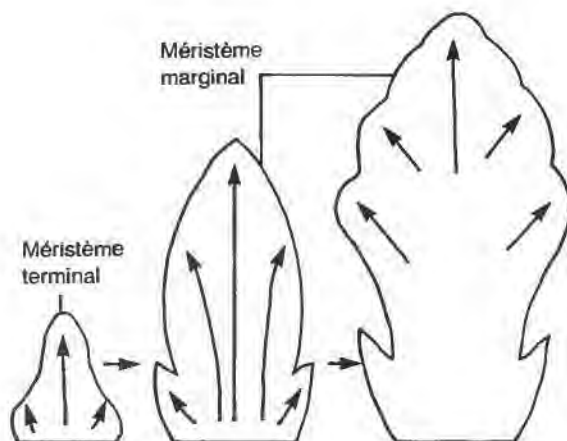
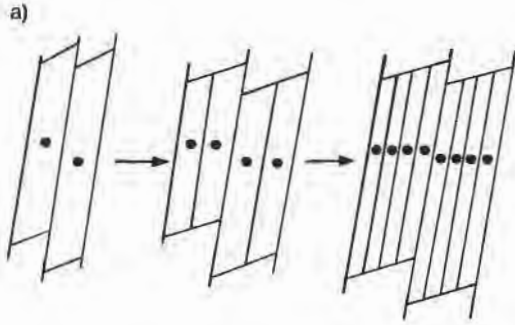


Figure 24.19
Stades successifs de la croissance de la feuille.

La formation du procambium

Le procambium prend naissance à la base du premier primordium foliaire (figure 24.18):

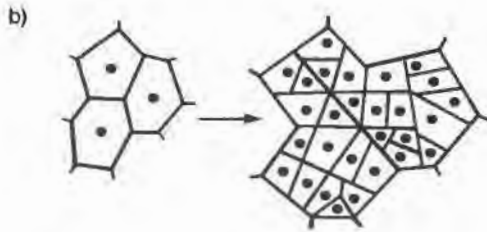
- des cellules s'allongent;
- elles se divisent par des cloisons longitudinales formant des cordons de cellules longues, étroites, disposées suivant l'axe de l'organe et au cytoplasme dense, donc toujours méristématique; ces cordons cellulaires constituent un **procambium**, *méristème propre aux faisceaux conducteurs* (figure 24.20);
- ce cloisonnement se propage de façon acropète dans la feuille en y formant des **cordons procambiaux**.



Ces divisions s'effectuent suivant des plans divers. Ainsi, des coupes transversales dans les cordons procambiaux montrent des cellules disposées irrégulièrement. Parfois cependant, celles-ci sont tangentielles par rapport à l'organe, comme dans un cambium.

Dans certains cas, chez le Tilleul (*Tilia*), par exemple, il se forme un anneau de procambium.

Les tissus méristématiques situés entre les cordons procambiaux évoluent en **méristème fondamental** composé de cellules vacuolisées mais encore méristématiques: c'est une formation intermédiaire entre les tissus méristématiques et les parenchymes typiques.



La différenciation des vaisseaux

Les vaisseaux du xylème se différencient à partir du procambium. Après élongation, les parois latérales reçoivent un dépôt de paroi secondaire lignifiée laissant libres des plages plus ou moins larges de paroi cellulosique primaire (figure 24.21). Dans les trachées, aucun dépôt n'a lieu sur les parois transversales qui seront perforées. Cependant, en raison du gonflement des substances pectiques que

Figure 24.20

Mode de formation du procambium, (a) en coupe longitudinale, (b) en coupe transversale.

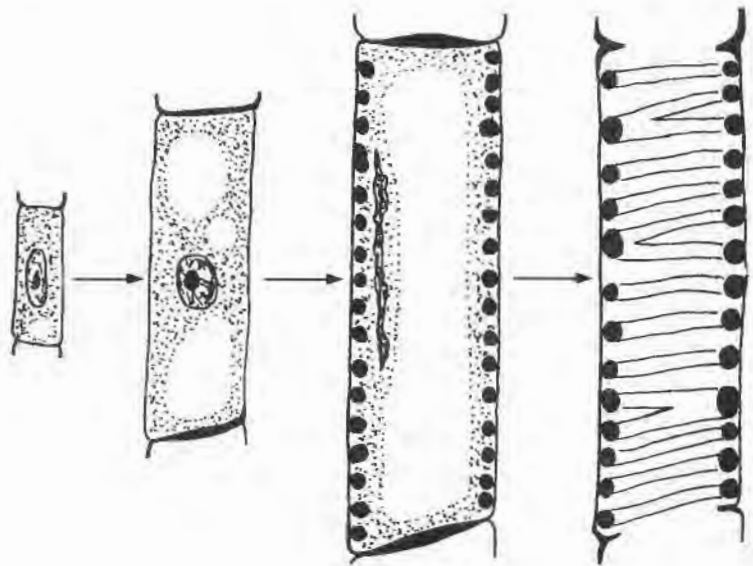


Figure 24.21

Étapes de la différenciation d'une trachée à partir du procambium.

des enzymes pectinolytiques digèrent probablement, ces parois sont plus épaisses que les autres parois primaires. Leur perforation complète coïncide avec l'achèvement de la lignification. À ce moment, le protoplasme meurt et dégénère.

La différenciation des tubes criblés

Des deux cellules résultant de la division de cellules du procambium, la plus grande devient la cellule criblée, l'autre la cellule compagne (figure 24.22). Pendant d'élongation, des inclusions denses de nature protéique apparaissent dans le cytoplasme de la future cellule criblée. Les parois restent pectocellulosiques, s'épaississent et prennent un aspect nacré. Sur les parois transversales, des dépôts de callose en forme de disques appariés s'effectuent autour de certains plasmodèmes (figure 24.23). Des pores seront percés après résorption de la callose. À maturité, le noyau a dégénéré, le tonoplaste a disparu et le cytoplasme, très hydraté et entouré d'une membrane plasmique intacte, ne renferme que très peu d'organites et des protéines dispersées, apparemment plus concentrées à une extrémité de la cellule.

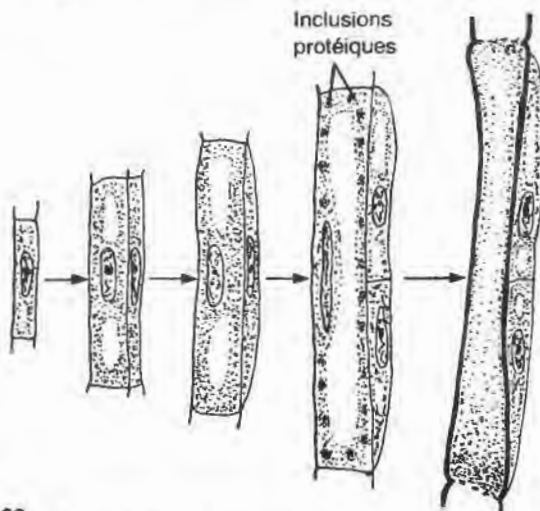


Figure 24.22
Différenciation d'une cellule criblée à partir du procambium.

La différenciation du procambium en faisceau

La différenciation du protophloème commence à la base des entre-nœuds, s'y poursuit de façon acropète et continue dans la feuille (figure 24.24).

Les premières trachéides du protoxylème apparaissent à la base des nœuds. La différenciation de ce tissu se poursuit ensuite vers le bas, sur la longueur d'un entre-nœud, et vers le haut, dans la feuille (figure 24.24).

Au sein d'un faisceau, la différenciation des vaisseaux du xylème commence du côté interne du cordon procambial par rapport à la tige et progresse vers l'extérieur: elle est **centrifuge**. La différenciation du phloème débute à la périphérie du cordon procambial et se propage vers l'intérieur de l'organe: elle est **centripète** (figure 24.25, a).

Les trachéides annelées et spiralées sont différenciées le long de la zone d'élongation, les trachées ne peuvent se former que lorsque l'élongation a pris fin.

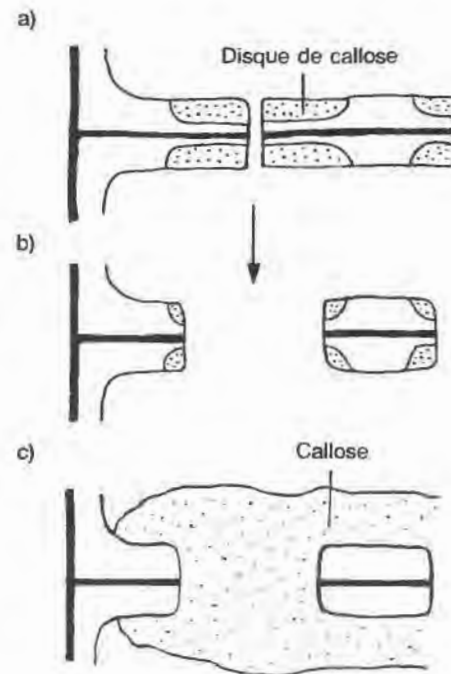


Figure 24.23
Différenciation de la cellule criblée: (a) et (b) formation du crible, (c) dépôt saisonnier de callose.

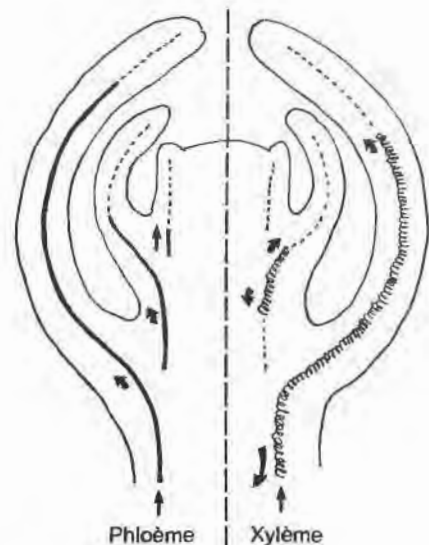


Figure 24.24
Sens de la différenciation du phloème et du xylème dans un jeune bourgeon (pour la clarté du dessin, le xylème et le phloème sont représentés séparément, chacun de part et d'autre de l'axe de la tige).

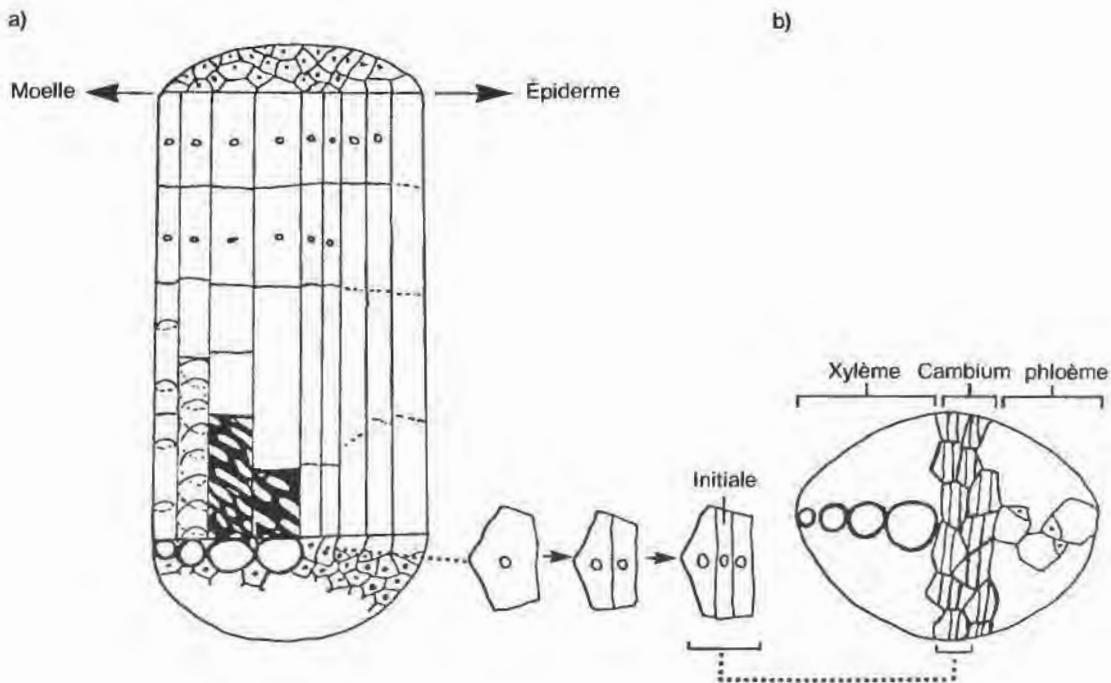


Figure 24.25

Schéma de la différenciation des faisceaux: (a) différenciation progressive des tubes criblés et des vaisseaux (les proportions en longueur ne sont pas respectées), (b) formation du cambium par des cloisons périclines.

Chez les Monocotylédones, la différenciation est terminée lorsque tout le procambium s'est différencié en xylème et en phloème.

Chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, l'assise initiale du cambium commence à se former dès le début de la différenciation du faisceau par des divisions périclines répétées dans des cellules du procambium situées environ à mi-chemin entre les premiers vaisseaux et les premiers tubes criblés (figure 24.25, b). La mise en place de cellules en files radiales caractéristiques d'un cambium achève la croissance primaire (figure 24.25, b) mais cette disposition en files radiales survient parfois plus tôt.

Le cambium comprend deux types de cellules chez les Dicotylédones ligneuses et les Gymnospermes (figure 24.26):

- des initiales fusiformes qui produiront les tissus du système vasculaire,
- les initiales des cellules des rayons médullaires groupées en petits massifs plus ou moins allongés.

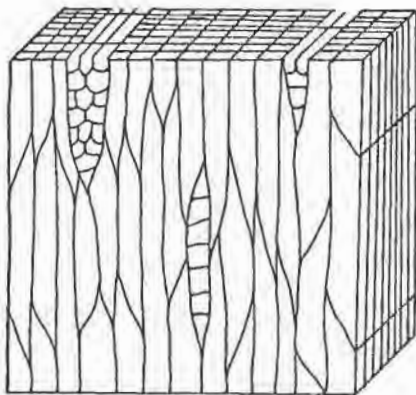


Figure 24.26

Schéma d'un bloc de cambium illustrant la diversité de forme des cellules cambiales.

Le sommet et la marge de l'arc méristématique qui traverse le primordium foliaire continuent à se diviser pendant un certain temps de façon à produire un limbe étalé alors que la base du primordium devient le pétiole. Le cloisonnement procambial peut progresser vers le haut, à mesure que l'organe grandit et s'étale. De plus, il se ramifie au sein du méristème pour former les futures nervures.

Le tissu conducteur reliant le système conducteur de la tige à celui de chaque feuille constitue une **trace foliaire**. Celle-ci se différencie après l'apparition des premiers éléments conducteurs dans le limbe de la jeune feuille.

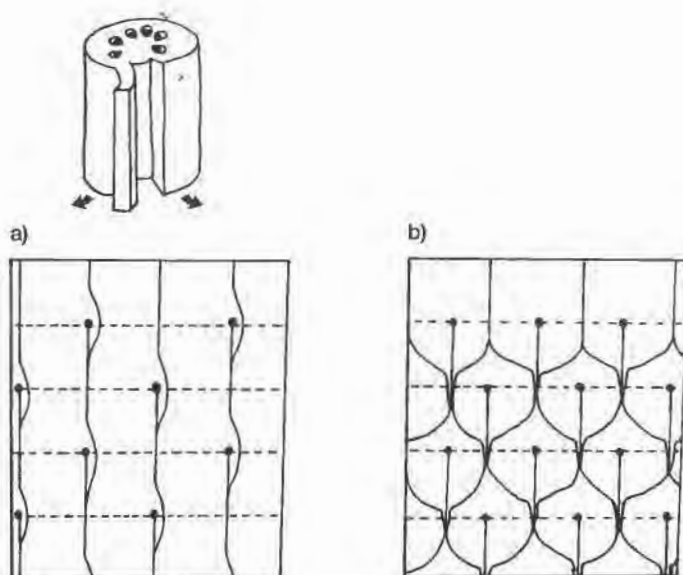


Figure 24.27

Projection dans un plan du parcours des faisceaux, des traces foliaires, de la soudure de celles-ci dans la tige et des points d'insertion des feuilles à la surface des tiges: (a) chez le Thuya, une Gymnosperme à feuilles opposées, et (b) chez le Genévrier, une gymnosperme à feuilles ternées.

La structure nodale

La jonction entre les tissus conducteurs de la tige et ceux de la feuille s'effectue au niveau du noeud, lorsque les traces foliaires divergent vers la feuille. L'ensemble forme la **structure nodale**.

Chaque feuille emprunte des éléments conducteurs à un nombre variable de faisceaux caulinaires: un seul chez l'Oeillet (*Dianthus*), le Thuya (figure 24.27, a) et le Sapin (*Abies*), deux chez les Lamiacées et trois chez la Clématite (*Clematis*). Parfois, *plusieurs traces foliaires fusionnent* avant de pénétrer dans la feuille (figure 24.27, b).

Le *parcours des traces foliaires* est variable. Si les traces foliaires parcourent généralement un ou plusieurs entre-noeuds avant de pénétrer dans une feuille, elles peuvent également être obliques et même horizontales ou presque.

Dans la partie supérieure du noeud, le système vasculaire de la tige présente une ou plusieurs ouvertures occupées par du parenchyme. Ce sont les **fenêtres, brèches** ou **lacunes foliaires** (figure 24.28, b). Aussi nombreuses que les traces foliaires, les fenêtres foliaires sont bien visibles chez les plantes qui possèdent un pachyte continu (figures 24.28, b et 24.29).

Les traces raméales relient aux *bords de la fenêtre foliaire* le bourgeon axillaire et, plus tard, le rameau qui en dérive (figure 24.29). Le cambium ne traverse pas les fenêtres foliaires au cours de la première année mais, chez les plantes ligneuses, il les obture dès l'année suivante en formant des anneaux complets de pachyte.

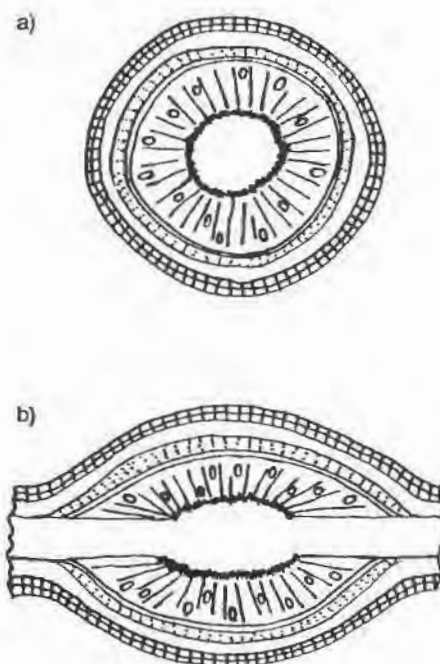


Figure 24.28

Dessin d'ensemble d'une tige de Fuchsia au niveau (a) de l'entre-noeud et (b) du noeud.

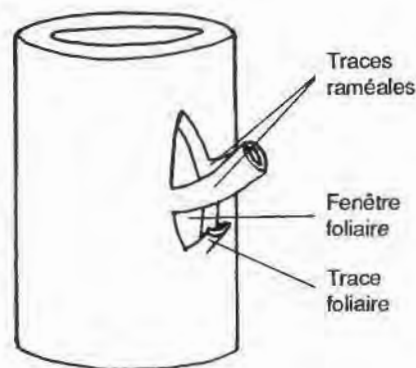


Figure 24.29

Schéma d'un noeud de plante à pachyte continu mettant en évidence la fenêtre foliaire, la trace foliaire et la trace raméale.

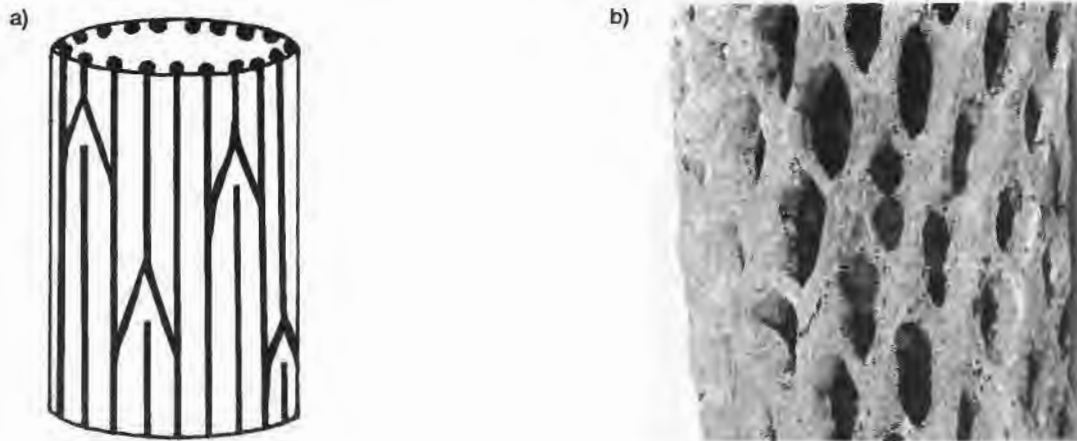


Figure 24.30
(a) Schéma d'eustèle. (b) Tronçon d'eustèle de Cactacées avec fenêtres foliaires (photo Jean-Luc Théberge).

Cette structure nodale, le mode de formation des faisceaux décrit dans les pages précédentes ainsi que la présence de faisceaux bien individualisés et disposés en cylindre caractérisent l'eustèle, la stèle propre à la plupart des Spermatophytes (figure 24.30) mais rare chez les Monocotylédones.

La chute des feuilles

La persistance des feuilles sur les tiges varie considérablement; elle s'étend de quelques mois à plusieurs années (voir chapitre 4).

À la base de toutes les feuilles caduques se trouve une **zone d'abscission** qui se reconnaît extérieurement sur la feuille adulte par un étranglement ou par la couleur particulière des cellules de son épiderme. À ce niveau, les cellules sont plus petites (figure 24.31) et possèdent un cytoplasme très dense; les faisceaux y sont de faible diamètre et les tissus de soutien, réduits ou absents (figure 24.32, a).

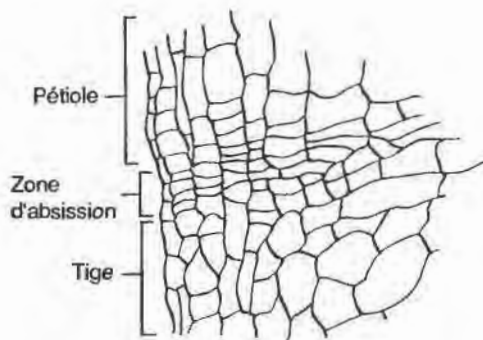


Figure 24.31
Cellules de la zone d'abscission chez le Coléus.

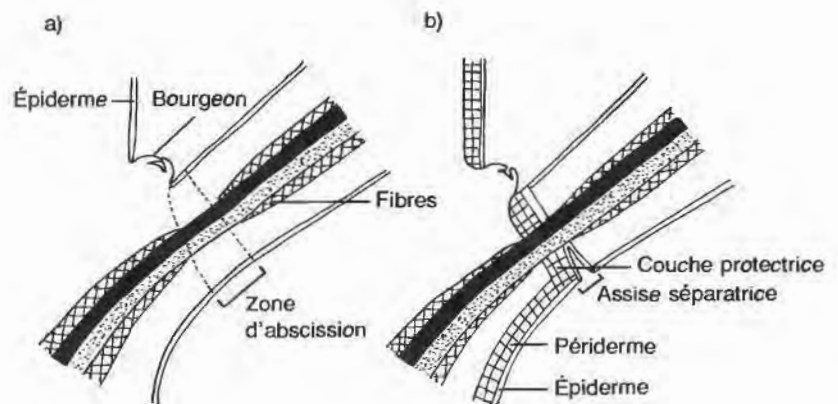


Figure 24.32
Dessin d'ensemble du point d'insertion d'un pétiole sur un rameau de Peuplier:
(a) avant et (b) au début de l'abscission.

Lorsque la chute de la feuille approche, la séparation le long de la zone d'abscission peut s'effectuer par gélification des parois cellulaires communes provoquant la dissociation des cellules tandis que des thylles obstruent les vaisseaux. Chez les espèces ligneuses, l'abscission est préparée par des divisions cellulaires formant une **assise séparatrice** au niveau de la zone d'abscission.

Après quelque temps, la feuille n'est plus retenue à la tige que par quelques vaisseaux. Le vent ou son poids en provoque la chute.

La **cicatrice foliaire** ainsi formée se recouvre d'une couche protectrice par **subérification** des parois des cellules persistantes (Érable, *Acer*, Poirier, *Pyrus*) ou par différenciation d'un **suber de cicatrisation** (Saule, *Salix*; Peuplier, *Populus*) avant ou immédiatement après la chute des feuilles (figures 24.32, b et 24.33).

Après la chute des feuilles, la position des cicatrices foliaires et des bourgeons axillaires permet de définir la phyllotaxie des espèces ligneuses. Utilisés en association avec les caractères des bourgeons, ces éléments peuvent servir de critères pour l'identification des arbres en hiver.

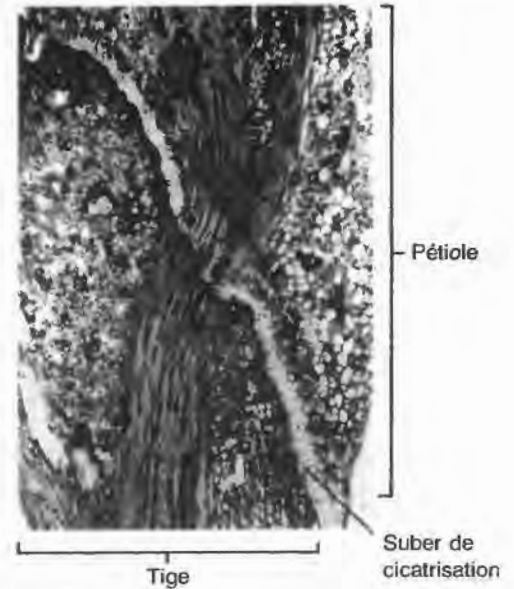


Figure 24.33
Zone d'abscission à la base d'une feuille de Peuplier.

guide d'étude

Définir ou décrire

meresis ou mérése
auxesis ou auxèse
différenciation

24.1 rhizogenèse
zone de mérése de la racine
centre quiescent
zone d'entretien de la coiffe
zone d'élongation ou d'auxèse
protoderme
plante liorhize
plante climacorhize
cellule rhizogène

24.2 caulogenèse
primordium foliaire
gémule embryonnaire
centre quiescent de la tige
tunica
corpus
méristème d'attente
anneau initial
méristème médullaire
proméristème sporogène
proméristème réceptaculaire

protoderme
procambium
méristème fondamental
méristème intercalaire
circumnutation
primordium gemmaire
écaille
trace raméale

24.3 phyllogenèse
cordon procambial
trace foliaire
structure nodale
fenêtre foliaire
brèche foliaire
lacune foliaire
eustèle
zone d'abscission
assise séparatrice
cicatrice foliaire
suber de cicatrisation

Quelques questions

Quelle est la structure du méristème apical de la racine?

Quelle est l'origine des différents tissus de la racine?

Dans quels tissus les racines latérales prennent-elles naissance et quel est le processus de leur formation?

Quelles sont les différentes zones de croissance de la tige?

Quels sont la structure et le fonctionnement du méristème apical de la tige d'après les principales théories émises à ce jour?

Comment s'effectue l'allongement des tiges? Quelles sont les régions de la tige principalement touchées par ce phénomène?

Quelle est l'origine des rameaux?

Comment se forment les bourgeons axillaires et les bourgeons adventifs?

Décrire le mode de formation et de différenciation des feuilles?

En quoi les traces raméales se distinguent-elles des traces foliaires?

Où sont situées les fenêtres foliaires?

Caractériser les stèles des racines et des tiges des Monocotylédones et des Dicotylédones.

Quel est le mécanisme histologique de la chute des feuilles?

Combien de fois une portion annuelle de tige ou de rameau d'arbre à feuilles caduques porte-t-elle de jeunes feuilles au cours de sa vie?

Corriger les inexactitudes et discuter les énoncés qui s'y prêtent

La racine provient de la radicule formée à partir du zygote.

Ce sont uniquement les divisions des cellules initiales qui donnent naissance à toutes les cellules de la racine.

Dans tout organe, le protophloème est toujours le premier élément conducteur qui se différencie; il est suivi par l'apparition du métaxylème.

Les poils absorbants cessent de fonctionner et dégénèrent par suite de la différenciation de l'assise subéreuse.

Si toutes les racines ont une origine endogène précise et les feuilles une origine exogène, les bourgeons axillaires et les bourgeons adventifs peuvent se former à partir de tissus plus ou moins profonds.

Les tissus conducteurs de la tige et de chaque rameau sont reliés par une trace foliaire.

L'étendue de la zone d'allongement des tiges et la vitesse de ce phénomène varient d'une espèce à l'autre.

Le primordium gemmaire est d'origine exogène.

Dans la racine, les cordons procambiaux se différencient soit en xylème soit en phloème alors que, dans la tige et dans la feuille, ils produisent à la fois du bois et du liber.

La différenciation des cordons procambiaux est toujours centrifuge, tant dans la racine que dans la tige.

Contrairement aux méristèmes apicaux et latéraux, les méristèmes intercalaires et fondamentaux des Spermatophytes ne fonctionnent que de façon limitée dans le temps et subissent eux-mêmes une différenciation avant de disparaître.

La chute des feuilles laisse des traces foliaires à la surface des tiges et des rameaux.

Sauf dans les feuilles sessiles, la différenciation des tissus conducteurs du limbe s'amorce après celle de ces mêmes tissus dans le pétiole.

Pour en savoir plus...

Sur l'organogenèse

CAMEFORT, H. (1977) *Morphologie des Végétaux vasculaires. Cytologie, Anatomie, Adaptations*. Doin, Paris.

ESAU, K. (1960) *Anatomy of Seed Plants*. John Wiley & sons, New York.

ESAU, K. (1967) *Plant anatomy*. John Wiley & sons, New York.

ROLAND, J.-C. et F. (1977) *Atlas de Biologie végétale. Organisation des plantes à fleurs*. Masson, Paris.

SINNOT, W., E. (1960) *Plant Morphogenesis*. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York.

origine des figures

Les dessins de ce volume ont été effectués par M.-J. Feller-Demalsy. Ceux dont les numéros apparaissent ci-dessous ont été inspirés d'illustrations des auteurs suivants, cités dans la bibliographie. Plusieurs de ces dessins ont été simplifiés pour des raisons pédagogiques.

Sauf indications contraires, les photographies et les microphotographies sont de M.-J. Feller-Demalsy. Les microphotographies de préparations permanentes ont été réalisées à partir de coupes de la Compagnie Turtox.

2.16, a	Troll dans Emberger	13.3	Troll dans Camefort
3.12	Borgensen, Troll dans Emberger	13.17, a	Emberger
3.15	des Abbayes <i>et al.</i>	13.38	Troll dans Camefort
4.4	des Abbayes <i>et al.</i>	14.2	Deysson
4.20	Guinochet	14.5	Camefort
4.28 (en partie)	Emberger	14.6	Deysson
5.6	Marie-Victorin (Frère)	14.8	Camefort
7.9	Troll dans Camefort	14.9, a	Camefort
7.18 (en partie)	Deysson	15.9	Nougarède
8.3	Deysson	15.13	Nougarède
8.5, b	Deysson	18.6	Camefort
8.13	des Abbayes <i>et al.</i>	18.15	Esau
8.15	Pons	18.16, a	Jeffrey dans Deysson
10.4	Marie-Victorin (Frère)	18.17, a	Jeffrey dans Deysson
12.4 (en partie)	Deysson	19.10	Wettstein dans Emberger
12.12, b	Mc Lean & Ivimey Cook dans Binet et Brunel	22.14, c	Prantl dans Emberger
12.14	Pesson et Louveaux	24.14 (en partie)	Bonner & Galston dans Guinochet
12.17	Camefort	24.16	Camefort
13.2	des Abbayes <i>et al.</i>	24.19	Roland
		24.23	Roland

index des termes botaniques

Les indications en **caractères gras** renvoient toujours à des illustrations ou à des tableaux *et, parfois*, au texte de la même page.

A

- abscission (*une*) (zone d'), 300
absorbant (poil), 25, 232, 287
acaule (plante), 42, 292
accrescent (sépale), 93
achromatique (fuseau), 125, 126
acide (*un*)
 aminé, 193
 désoxyribonucléique, 14, 125
 organique, 193
acrogamie (*une*), 144
acropète (grappe), 73
actinomorphe
 calice, 92
 corolle, 94
 fleur, 87
actinostèle (*une*), 250
acyclique (fleur), 85
adaxiale (face de la feuille), 51
ADN (acide désoxyribonucléique), 14, 125
adossée (bractée), 72
adventif
 bourgeon, 29, 36, 37
 embryon, 146
adventive (racine), 27, 41
aérenchyme (*un*), 205, 268
aérienne
 racine, 29, 30
 tige, 35
aérifère
 parenchyme, 205
 stomate, 230
aéropalynologie (*une*), 107
agrume (*un*), 159, 166
aiguille (*une*), 59
aiguillon (*un*), 61, 119, 229
aile (*une*), 95, 96
aillé
 fruit, 162
 pétiole, 51, 53, 69
 ailée
 graine, 158
 tige, 36, 69
akène (*un*), 162
albumen (*un*), 145, 153, 159
 de type cellulaire, 155, 157
 de type mixte, 157
 de type nucléaire, 155, 157
 pentaploïde, 145
 triploïde, 139, 145
albuminée (graine), 158, 159
albuminifère (cellule), 221
alcaloïde (*un*), 193
aleurone (*une*), 157, 158, 162, 193, 194
algologie, 12
algue (*une*), 17
allogamie (*une*), 140
alterne (feuille), 64
alternipétale (androcée), 103, 105
alternisépale (androcée), 103, 105
améatique (parenchyme), 203, 204
amidon, 193, 194, 205
amphistomatée (feuille), 231
amphivasal (faisceau concentrique), 266, 267, 268
amplexicaule (feuille), 54, 65
ampoule adhésive, 41
amyloplaste (*un*), 193, 206
analogue (organe), 119, 120
anaphase (*une*), 125
anaphase I, 127
anaphase II, 127
anatomie (*une*), 11, 245
anatrophe (ovule), 133, 134
androcée (*un*), 13, 81, 82, 101 - 105
 alternipétale, 103, 105
 alternisépale, 103, 105
androgynophore (*un*), 85
anémochorie (*une*), 167
anémogamie (*une*), 142
anémophilie (*une*), 142
angle de divergence, 64
angulaire (collenchyme), 206
anneau initial, 291
annelée (trachéide), 214, 215
annexe (cellule), 230, 231, 291
annuelle
 couche du bois, 262, 263
 plante, 147
anthérozoïde (*un*), 126, 178
anthère (*une*), 81, 82, 101, 102
 apifixe, 101
 basifixe, 101
 médifixe, 101
anthèse (*une*), 102, 135, 137
anthocyane (*une*), 193, 227
anthophore (*un*), 85
anticline (cloison, cloisonnement), 188
antipode (cellule), 138, 139, 140, 145
aperture (*une*), 107
apétale (fleur), 93
apical (méristème), 187, 188, 199, 200, 290
apifixe (anthère), 101
aplatie (tige), 267
apocarpe
 gynécée, 112, 113
 spiralé (gynécée), 112
 verticillé (gynécée), 112
apoflorie (*une*), 146, 147
apogamie (*une*), 145, 146
apomixie (*une*), 145, 146
aposporie (*une*), 145, 146
apotrachéal (parenchyme), 218
appareil (*un*)
 de Golgi, 14
 vexillaire, 142
aquatique (plante), 59, 256, 268, 279
aquifère
 parenchyme, 205, 268
 stomate, 231
arbre (*un*), 40
 en espalier, 39
arbrisseau (*un*), 40
arbuste (*un*), 40
archégone (*un*), 177, 178
archéspore (*une*), 134, 135, 136, 137, 139

archésporiale (cellule), 137
 aréole (une), 61
 aréolée
 ponctuation, 216
 trachéide, 216
 arille (un), 158
 arillode (un), 158
 article (un), 238
 articulé
 anastomosé (laticifère), 238
 laticifère, 238
 assimilateur (parenchyme), 188, 204
 assise (une)
 génératrice libéro-ligneuse, 199, 200
 mécanique, 133, 137
 pillifère, 231, 232, 248, 286
 protéique, 157
 séparatrice, 300, 301
 subéreuse, 231, 232, 233, 248, 287
 subéro-phellodermique, 200, 233
 astérosclérite (une), 208
 asymétrique
 feuille, 58
 fleur, 87
 atactostèle (une), 265, 266
 attente (méristème d'), 291
 aubier (un), 263
 auriculée (feuille), 55, 57
 autochorie (une), 167
 autogamie (une), 140
 autoincompatibilité (une), 141
 autopolinisation (une), 140
 autostérilité (une), 141
 auxesis (une), 285
 auxèse (une), 285
 zone d', 285, 286, 289
 axe
 de l'épillet, 72
 épicotylé, 169
 hypocotylé, 155
 axial (parenchyme), 218
 axiale
 coupe longitudinale, 188
 symétrie, 273
 axile (placentation), 113
 axillaire
 bourgeon, 13, 35, 36, 39
 fleur, 71

B

bactérie (une), 16
 baie (une), 166
 bande de Caspary (une), 249
 basale (cellule), 154, 155
 base foliaire (une), 51
 basifixe (anthère), 101
 basilaire (placentation), 113
 bec de la silique (un), 165

bicollatéral (faisceau), 267
 bilabié (calice), 92
 bilabiée (corolle), 96, 97
 bilatérale (symétrie), 273
 binaire (nomenclature), 15
 biologie végétale, 11
 biotechnologie végétale, 12
 bipare (cyme)
 inflorescence, 75
 tige, 39
 bisannuelle (plante), 42, 147, 292
 bitegminé (ovule), 134
 bois (un), 188, 213, 217, 263
 bonsaï (un), 39
 botanique (la), 12
 bourgeon (un), 13, 35-38
 à feuilles, 38
 à fleurs, 38
 dormant, 37
 en activité, 37, 38
 hivernant, 37, 38
 nu, 37
 bourrelet de cicatrisation (un), 265
 bouturage (un), 27
 bractée (une), 71, 72, 76
 adossée, 72
 bractéole (une), 71, 72, 73
 branche (une), 40
 brèche foliaire (une), 299
 buisson (un), 40, 41
 bulbe (un), 45
 écailleux, 45
 feuillé, 45
 solide, 45
 tunique, 45
 bulbille (une), 45
 bulliforme (cellule), 277

C

caduc (sépale), 92, 93
 caduque
 corolle, 94
 feuille, 51
 caïeu (un), 45, 46
 cal (un), 220, 221, 297
 calice (un), 13, 81, 91, 92
 caliciflore (type), 84, 106
 calicule (un), 92
 callose (une), 220
 cambium (un), 200, 255, 267, 288, 298
 extrafasciculaire, 267
 fasciculaire, 267
 interfasciculaire, 262
 intrafasciculaire, 260
 temporaire, 255
 campanulée (corolle), 95, 96
 campylotrope (ovule), 132, 134

canal sécréteur, 237, 239, 240
 canalicule (un), 191, 208
 cannelée (tige), 36
 capitule (un), 74
 de capitules, 77
 capsule (une), 164, 165
 carbonate (un) de calcium, 228
 carène (une), 95, 96
 carnivore (plante), 60
 caroncule (une), 158
 caroténoïde (pigment), 193, 227
 carpelle (un), 111
 fermé, 111, 113
 ouvert, 111, 113
 caryocinèse (une), 125, 126
 caryogamie (une), 145
 caryophyllée (corolle), 94, 95
 caryopse (un), 162
 cauliflorie (une), 294
 caulinaire
 ovule, 177
 placentation, 113, 114
 caulogénèse (une), 285, 289
 cellulaire
 albumen, 155, 157
 paroi, 189-191
 cellule (une), 14
 de garde, 230
 de passage, 253
 mère de mégaspore, 137, 138, 139
 mère du pollen, 134, 135
 cellulose (une), 190
 cellulosique (couche), 228
 cénocyte (un), 138, 238
 central (cylindre)
 de la racine, 247, 248, 249
 de la tige, 260
 centrale (placentation), 114
 centre quiescent (un)
 de la racine, 247, 248, 285, 286
 de la tige, 289
 centrifuge (différenciation), 297
 centripète
 différenciation, 288, 297
 grappe, 73
 centromère (un), 125, 126
 centrosome (un), 14
 chalaze (une), 133
 chalazogamie (une), 144
 chambre (une)
 pollinique, 178
 sous-stomatique, 230
 champignon (un), 17, 25
 charnu (fruit), 162
 chamue
 feuille, 59, 60, 280
 tige, 42, 43
 chasmogame (fleur), 140
 chaton (un), 78, 91
 chaume (un), 36

- himiotropique (substance), 144
 hiroptérophile, 143
 hiroptérophilie (une), 143
 hlorenchyme (un), 204
 hlorophyllien (parenchyme), 204
 hloroplaste (un), 14, 193
 hromatide (une), 125
 hromatine (une), 14, 126
 hromosome (un), 125, 126
 hromosomes homologues, 127
 icatrice foliaire (une), 51, 52, 301
 ircumnutation (une), 293
 ire (une), 191, 228
 cladode (un), 43
 classe (une), 15
 cléistogame (fleur), 140, 141
 climacorhize (plante), 287
 cœur (bois de), 263
 coiffe (une), 13, 25, 231, 232, 247, 248, 286
 coléoptile (un), 156, 170
 coléorhize (une), 156, 170
 collatéral (faisceau), 260, 267
 collenchyme (un), 188, 203, 205, 206, 207
 collet (un), 13, 25, 35, 269
 compagne (cellule), 219, 220, 221
 complexe
 fruit, 161
 tissu, 187
 composé
 crible, 219, 220
 fruit, 161
 gynécée, 112
 oxyflavonique, 193
 pectique, 189
 composée (feuille), 55
 imparipennée, 56, 57
 palmée, 56, 57
 paripennée, 56, 57
 pennée, 56, 57
 trifoliolée, 57
 concentrique amphivasal (faisceau), 266, 267, 268
 conducteur
 faisceau, 260
 tissu, 188
 conduction (une) (tissu de), 144
 condupliquée (préfoliation), 62, 63
 cône (un), 175, 176, 177, 181
 connectif (un), 101, 102
 connée (feuille), 65
 continu (pachyte), 251, 261
 convergence morphologique, 120
 hétéroplastique, 121
 homoplastique, 120, 121
 convolutive (préfoliation), 62, 63
 cordée (feuille), 55, 57
 cordiforme (stade de l'embryon), 154, 155
 cordon procambial, 294, 296
 corne (un), 45
 corolle (une), 13, 81, 93 - 97
 des Orchidacées, 95, 96
 coronule (une), 93
 corpus (un), 290, 291
 cortical
 cylindre, 247, 248
 parenchyme, 248, 259
 corymbe (un), 74
 de capitules, 77
 cotylédon (un), 13, 19, 58, 153, 154, 155
 couche (une)
 à aleurone, 157
 annuelle du bois, 262, 263
 cellulosique de l'épiderme, 228
 cuticulaire, 228
 couchée ascendante (tige), 41
 coupe réceptaculaire, 84, 94
 coussinet (un), 61
 crassinucellé (ovule), 137, 138
 creuse (tige), 36
 crénelée (feuille), 55, 57
 crible (un), 219
 composé, 219, 220
 simple, 219, 220
 criblée (cellule), 219, 220, 221, 292
 cristalligène (tube), 223
 croisée
 pollinisation, 140
 ponctuation, 218
 croissance intercalaire, 292
 cruciforme (corolle), 94, 96
 crypte (une), 231, 278, 280
 cryptogamie (la), 12
 cultivar (un), 15
 cuticulaire (couche), 228
 cuticule (une), 227, 228
 cutine (une), 106, 191, 228
 cyathe (un), 76
 cyathium (un), 76
 cycle (un)
 de développement, 129
 évolutif, 129
 cyclique (fleur), 85
 cylindre (un)
 central, 247, 248, 249, 260
 cortical, 247, 248
 cyme (une)
 bipare, 39, 75
 épi de, 77
 grappe de, 77
 ramification en, 38, 39
 unipare, 39, 75
 cystolithe (un), 191, 228
 cytokinèse (une), 126, 189
 cytodiérèse (une), 126, 189
 cytogenèse (la), 12
 cytologie (la), 12
 cytoplasme (un), 14
 cytosol (un), 14

D

- décurrente (feuille), 53, 54, 64
 décussée (feuille), 64
 dédifférenciation (une), 203
 cellulaire, 187
 déhiscence (une)
 des étamines, 102
 des fruits, 164, 165
 déhiscent (fruit), 162, 164, 165
 dentée (feuille), 55, 57
 denticide (capsule), 164, 165
 désoxyribonucléique (acide, ADN), 14, 125
 diadelphie (androcée), 104
 diagéotrope (croissance), 41
 diagnose (une), 15
 diagramme (un)
 floral, 82, 116 - 118
 phyllotaxique, 66
 dialycarpellé (gynécée), 112
 dialycarpique (fruit), 164
 dialypétale (corolle), 93
 dialysépale (calice), 92
 dichogamie (une), 141
 dichotome (ramification), 39
 didyname (androcée), 102
 diécie (une), 86, 141
 différenciation (une), 187, 285
 zone de, 289
 dimère
 fleur, 85
 verticille, 85
 dioecie (une), 86, 141
 dioïque (espèce), 86
 diploïde, 127
 parthénogénèse, 145
 diplostémone
 androcée, 103
 fleur, 103, 105
 disamare (une), 162
 disciflore (type), 84
 discontinu (pachyte), 251, 261, 262, 294
 distique (feuille), 64
 dormance (une), 37, 158
 levée de, 168, 294
 dormant (bourgeon), 37
 dorsal (épiderme), 274
 dorsale (face de la feuille), 51
 double fécondation, 145
 drageon (un), 37
 dressée (plante), 40
 drupe (une), 166
 drupéole (une), 166
 duramen (un), 263

E

écaille (*une*), 294
 échançrée (feuille), 55
 écologie végétale, 12
 écorce (*une*)
 racine, 247, 248, 286
 tige, 259, 265
 ectexine (*une*), 107
 élément sécréteur, 223
 élongation (*une*)
 cellulaire, 187, 190
 zone d', 247, 285, 289
 embranchement (*un*), 15
 embrassante (feuille), 54, 65
 embryoïde (*un*), 146
 embryon (*un*), 14, 153
 adventif, 146
 embryonnaire (sac), 134, 138, 139
 endarche (xylème), 261
 endexine (*une*), 107
 endocarpe (*un*), 159, 160
 endoderme (*un*), 248, 249, 253, 260, 279, 287
 endosperme (*un*), 177, 178, 179
 engainante (feuille), 51, 52
 enroulée (préfoliation), 62, 63
 entière (feuille), 57
 entomophile (espèce), 142
 entomophilie (*une*), 142
 entre-noeud (*un*), 13, 35
 enveloppe nucléaire (*une*), 14
 éperon (*un*), 92
 éperonnée (corolle), 96, 97
 épi (*un*), 73
 de cymes, 77
 de glomérules, 77
 d'épillets, 77
 épiblaste (*un*), 156
 épicarpe (*un*), 159, 160
 épicotyle (*un*), 169, 170, 269
 épicotylé (axe), 169
 épiderme (*un*), 227, 259, 291
 épigée (germination), 169
 épillet (*un*), 72
 épine (*une*)
 caulinaire, 43, 61, 119
 foliaire, 61, 119
 marginale, 61, 119
 racinaire, 119
 stipulaire, 52, 61, 119
 épipétale (androcée), 105
 épisépale (androcée), 105
 épistomatée (feuille), 231
 épithème (*un*), 231
 équatoriale (plaque), 125, 126

équitante (préfoliation), 63
 espalier (arbre en), 39
 espèce (*une*), 15
 essence (cellule à), 228, 237
 étamine (*une*), 13, 81, 82, 101
 étendard (*un*), 95, 96
 éthologie végétale, 12
 eustèle (*une*), 300
 euverticillée (préfloraison), 97
 évolutif (cycle), 129
 exalbuminée (graine), 159
 exarche, 250
 phloème ou liber, 250, 260, 288, 298
 xylème ou bois, 250, 260, 288, 298
 évolutif (cycle), 129
 exine (*une*), 106
 exoderme (*un*), 248, 287
 extrafasciculaire (cambium), 267
 extrafloral (nectaire), 81
 extrorse (anthère), 102

F

faisceau (*un*)
 bicollatéral, 267
 collatéral, 260, 267
 concentrique amphivasal, 266, 267, 268
 de xylème, 250
 différenciation en, 297
 inversé, 267
 famille (*une*), 15
 fasciation (*une*), 36
 fasciculaire
 cambium, 267
 gaine, 274, 276, 277
 fasciculé (système racinaire), 26
 faux fruit, 180
 fécondation (*une*), 128
 double, 139, 145
 femelle
 fleur, 86
 gamète, 129, 130, 138, 139, 140, 178
 gamétophyte, 130, 177, 178
 fermé
 carpelle, 111
 faisceau, 265, 266
 fenêtre foliaire (*une*), 299
 feuille (*une*), 13, 51 - 65, 273 - 280
 caduque, 51
 persistante, 51
 feuilles (bourgeon à), 38
 fibre (*une*), 207, 209, 217
 libérienne, 219, 221, 222
 textile, 209
 xylémienne, 217, 218
 filet (*un*), 81, 82, 101

fistuleuse (tige), 36
 flabellée (préfoliation), 62
 flavone (*une*), 22
 fleur (*une*), 13, 81, 82 - 87
 fleurs (bourgeon à), 38
 floral
 diagramme, 82
 verticille, 81
 florale (formule), 83
 foliaire
 brèche, 299
 épine, 61, 119
 fenêtre, 299
 gaine, 51, 52, 273, 280
 lacune, 299
 placentation, 113
 primordium, 289, 295
 trace, 273, 298, 299
 foliole (*une*), 55, 56
 follicule (*un*), 164
 fondamental
 méristème, 291, 296
 tissu, 203, 204 - 209
 formation (*une*)
 libéro-ligneuse surnuméraire, 267
 primaire, 188
 secondaire, 188
 tertiaire, 267
 forme (*une*), 15
 formule florale (*une*), 83
 fronde (*une*), 44
 fruit (*un*), 18, 159 - 166
 ailé, 162
 funicule (*un*), 133
 fuseau achromatique (*un*), 125, 126

G

gaine (*une*), 273
 fasciculaire, 274, 276, 277
 foliaire, 51, 52
 gamète (*un*), 126
 femelle, 129, 130, 138, 139, 140, 178
 mâle, 128 - 130, 136, 139, 144, 176, 178
 gamétophyte (*un*), 129
 femelle, 128 - 130, 139, 177, 178
 mâle, 128 - 130, 136, 139, 176
 gamocarpellé (gynécée), 112
 gamocarpique (fruit), 164, 165
 gamopétale (corolle), 93, 96
 gamosépale (calice), 92
 gamostémone (androcée), 104
 gazonnante (plante), 27
 gélification (*une*), 189
 gemmaire (primordium), 294
 gemmule (*une*), 155, 289

énéralive
 apospore, 145, 146
 cellule, 135
 enre (*un*), 15
 éographie botanique (*la*), 12
 éopercption (*une*), 232
 éotropisme (*un*), 25, 35
 éminatif
 pore, 136, 143
 pouvoir, 168
 émination (*une*)
 de la graine, 168, 169
 du pollen, 143, 144, 178
 glabre (feuille), 62
 glabrescente (feuille), 62
 glomérule (*un*), 76
 épi de glomérules, 77, 78
 glucide (*un*), 193
 glume (*une*), 72
 glumelle (*une*), 72
 glumellule (*une*), 72
 gomme (*une*), 190
 gousse (*une*), 164
 lomentacée, 164
 grain (*un*)
 d'aleurone, 158, 193, 194
 de pollen, 81, 106, 133
 graine (*une*), 14, 18, 153 - 159
 aillée, 158, 179
 albuminée, 158, 159
 exalbuminée, 159
 grappe (*une*), 73, 76, 77
 de cymes, 77
 de grappes, 77
 d'ombelles, 77
 ramification en, 38, 39
 grasse (plante), 43, 59, 268, 269, 280
 grimpante (plante), 41
 guttation (*une*), 231
 gynécée (*un*), 13, 81, 82, 111, 112
 gynophore (*un*), 85
 gynostème (*un*), 105, 106

H

hampe florale, 71
 haplobionte (*un*), 128, 129
 haploïde
 phase, 127, 129, 130
 parthénogénèse, 145
 hastée (feuille), 55, 57
 hélicoïde (cyme), 75
 hémicellulose (*une*), 190
 hémiparasite (plante), 30, 156
 herbacée
 plante, 40
 tige, 35

hermaphrodite (fleur), 82, 86
 hespéride (*une*), 166
 hétérogène (tissu), 187
 hétérophylle (*une*), 58, 59
 hétéroplastique (convergence morphologique), 121
 hétérostémonie (*une*), 102
 hétérostylie (*une*), 141
 hétérotrophe (plante), 30, 156
 hétéroxylé (bois), 217
 hibernacle (*un*), 27
 hile (*un*), 133, 193, 194
 hispide (feuille), 62
 histogénèse (*une*), 12
 histologie (*une*), 11
 hivernant (bourgeon), 37, 38
 homogène (tissu), 187
 homologue
 chromosome, 127
 organe, 120
 homoplastique (convergence morphologique), 120, 121
 homoxylé (bois), 217, 218
 horizontal (parenchyme), 218
 hydrotode (*un*), 231
 hydrochorie (*une*), 168
 hydrophile (espèce), 143
 hydrophyte (*une*), 279
 hyphe (*une*), 17, 187
 hypocotyle (*un*), 155, 169, 170, 269
 hypocotylé (axe), 155
 hypocratériforme (corolle), 95, 96
 hypoderme (*un*), 228, 275, 278
 hypogée (germination), 170
 hypogyne (insertion), 84, 85
 hypostomatée (feuille), 231

I

imbriquée
 préfloraison, 97
 préfoliation, 63
 imparfait (vaisseau), 213
 inclusion inerte (*une*), 14
 indéhiscent (fruit), 162
 inerte (inclusion), 14
 inférieure (face de la feuille), 51
 infère (ovaire), 84, 85
 inflorescence (*une*), 13, 71
 composée, 73, 76, 77
 composée homogène, 76, 77
 composée mixte, 76, 77, 78
 cymeuse, 73, 75
 définie, 73, 75
 indéfinie, 73
 racémeuse, 73, 74
 simple, 73
 infrutescence (*une*), 167, 168

infundibuliforme (corolle), 95, 96
 initial (anneau), 291
 insertion (*une*)
 épigyne, 84, 85
 hypogyne, 84, 85
 périgyne, 84, 85
 spirale des étamines, 103
 verticillée des étamines, 103
 intercalaire (méristème), 292
 interphase (*une*), 125
 interfasciculaire (cambium), 262
 intine (*une*), 107
 intrafasciculaire (cambium), 260
 intraligneux (liber), 256, 267
 introrse (anthère), 102
 inuline (*une*), 193
 inversé (faisceau), 267
 involucre (*un*), 77
 involucre (*un*), 74, 77
 involutée (préfoliation), 62, 63
 irrégulière (fleur), 87
 isolée
 axillaire (fleur), 71
 feuille, 64
 terminale (fleur), 71
 isomère (verticille), 82
 isostémone
 androcée, 104
 fleur, 105

J

juvénile (feuille), 58

L

labelle (*un*), 95, 96
 laciniée (feuille), 58, 59
 lacunaire (collenchyme), 207
 lacune (*une*), 191, 204
 foliaire, 299
 lacuneux (parenchyme), 204, 274
 lamellaire (collenchyme), 206, 207
 lamelle moyenne (*une*), 126, 189
 laminale (placentation), 113
 latex (*un*), 238
 cellule à, 238
 latéral (méristème), 188, 199, 200
 latérale
 fleur, 71
 racine, 27
 régulière (racine), 27
 laticifère (*un*), 237, 238
 légume (*un*), 164
 lemme (*un* ou *une*), 72
 lenticelle (*une*), 36, 233
 levée de dormance (*une*), 168

liane (*une*), 41
 liber (*un*), 188, 213, 219
 lichen (*un*), 17
 libérien
 horizontal (parenchyme), 221
 longitudinal (parenchyme), 221, 222
 rayon, 221, 222
 libérienne (fibre), 219, 221, 222
 libre (préfoliation), 62
 liège (*un*), 201, 233, 288
 ligneuse
 plante, 40
 tige, 35
 ligneux
 parenchyme, 218
 rayon, 218
 lignine (*une*), 191
 ligule (*une*), 36, 51, 52, 53, 273
 ligulée (corolle), 74, 96, 97
 limbe (*un*), 51, 54, 93
 liorhize (plante), 287
 lisse (zone), 25
 lobée (feuille), 55
 loculicide (capsule), 165
 lodicule (*une*), 72
 loge de l'anthere (*une*), 102
 lomentacée (gousse), 164
 longitudinal (parenchyme), 218
 longitudinale
 cloison, 188
 coupe, 188
 déhiscence, 102
 axiale (coupe), 188
 lumen cellulaire (*un*), 191

M

macle (*une*), 193
 macrospore (*une*), 129, 130
 macrosporophylle (*une*), 177
 mâle
 fleur, 86
 gamète, 128 - 130, 136, 139, 144, 176, 178
 gamétophyte, 128, 130, 136, 139, 176
 prothalle, 176
 marcescent (calice), 92
 marcescente (corolle), 94
 marcottage (*un*), 27
 marcotte (*une*), 27
 marginale (placentation), 113
 massif de phloème, 250
 méat (*un*), 190, 191
 méatique (parenchyme), 204
 mécanique
 assise, 133, 137
 tissu, 133

médiane
 nervure, 275
 placentation, 113, 114
 médifixe (anthère), 101
 médullaire
 méristème, 291
 rayon, 218, 250, 260
 mégaspore (*une*), 130, 139, 177, 178
 méiose (*une*), 126
 méiospore (*une*), 128, 129
 méiostème (androcée), 103, 104
 méliisopolynologie (*la*), 107
 membrane plasmique (*une*), 14, 189
 mère (*une*), 285
 zone de la racine, 285, 286
 zone de la tige, 289
 meresis (*une*), 285
 méricarpe (*un*), 163
 méristématique
 tissu, 187
 zone, 247, 248
 méristème (*un*), 125, 199, 290
 apical, 199, 200
 d'attente, 291
 latéral, 200
 médullaire, 291
 méristème (androcée), 103, 104
 mésophylle (*un*), 274, 277, 278
 bifacial asymétrique, 274
 hétérogène symétrique, 275
 homogène, 275, 276, 277
 métamorphoses (théorie des), 87
 métaphase (*une*), 125, 126
 métaphase I, 127
 métaphloème (*un*), 214, 219
 métaxylème (*un*), 214, 215
 micropyle (*un*), 133, 134, 153
 microspore (*une*), 129, 130
 microsporophylle (*une*), 175, 176
 mitochondrie (*une*), 14
 mitose (*une*), 125, 126
 mode (*un*)
 cyclique, 94
 spiralé, 94
 moelle (*une*), 250, 260
 monadelphie (androcée), 104
 monécie (*une*), 86, 141
 monocarpique
 fruit, 164
 plante, 147
 vivace (plante), 147
 monoécie (*une*), 86, 141
 monique (espèce), 86
 monopodiale (ramification)
 inflorescence, 73
 tige, 38, 39
 monosperme
 drupe, 166
 fruit, 162, 166

monosporique (sacembryonnaire), 13, 139
 morphogénèse (*la*), 12
 morphologie végétale (*la*), 11
 moteur (renflement), 53
 motrice (cellule), 277
 moyenne (lamelle), 126, 189
 mucilage (*un*), 190
 multipare (cyme), 75
 multiple (fruit), 161
 multiplication végétative, 27
 mycélium (*un*), 17
 mycologie (*la*), 12
 mycorhize (*une*), 25
 myrosinase (*la*), 239
 myrosine (*la*), 239

N

nectaire (*un*), 81, 93, 143, 231
 extrafloral, 81
 nectar (*un*), 81
 négatif (géotropisme), 35
 nervation (*une*), 55
 nervure
 médiane, 55, 275
 principale, 51, 55, 275
 secondaire, 55, 275
 nodale (structure), 299
 nœud (*un*), 13, 35, 36
 nom vernaculaire (*un*), 15
 nomenclature binaire (*une*), 15
 noyau (*un*), 14
 polaire, 138, 139, 140
 nu (bourgeon), 37
 nucelle (*un*), 133, 134
 nucléaire
 albumen, 155, 157
 enveloppe, 14, 125, 145
 nucléole (*un*), 14
 nucule (*une*), 162
 nue (fleur), 91

O

obdiplostème
 androcée, 103, 105
 fleur, 105
 obdiplostémonie (*une*), 105
 oblique (cloison), 188
 ochréa (*un*), 53
 ombelle (*une*), 73, 74
 ombellule (*une*), 77
 onglet (*un*), 93
 oosphère (*une*), 126, 137, 139, 140, 177, 178
 opposée (feuille), 64

chlidacées (corolle des), 95, 96
 dre (un), 15
 illette (une), 55, 57
 jane (un)
 analogue, 119, 120
 appendiculaire, 51
 homologue, 120
 janelle (une), 14
 ganite (un), 14
 ganogenèse (une), 12
 ganographie (une), 11
 nithophilie (une), 143
 thotrope
 croissance, 38, 40
 ovule, 133, 134
 itiole (un), 230
 iver (carpelle), 111, 113
 aire (un), 13, 81, 82, 111, 153
 rule (un), 13, 14, 18, 81, 82, 111, 153
 anatrope, 133
 bitegminé, 134
 campylotrope, 133
 orthotrope, 133, 177
 unitegminé, 134, 177
 xalate (un) de calcium, 193
 xyflavonique (composé), 193

P

achyte (un), 251, 261, 262
 aléobotanique (la), 12
 aléole (une), 72
 aléontologie végétale (la), 12
 aléopalynologie (la), 107
 alissadique (parenchyme), 274
 almatifide (feuille), 57
 almatilobée (feuille), 57
 almatinerve (feuille), 55, 57
 almatipartite (feuille), 57
 almatiséquée (feuille), 57
 alynologie (la), 12
 anachée (feuille), 54
 anicule (une), 76, 77
 d'épillets, 77
 apilionacée (corolle), 95, 96
 apille (une), 228
 appus (un), 93
 aracorolle (une), 93
 arallélinerve (feuille), 55
 paraplasmé (un), 14
 parenchyme (un), 203, 204
 parasite (plante), 30, 156
 paratrachéal (parenchyme), 218
 parfait (vaisseau), 213, 216
 pariétale
 cellule, 134, 135, 137
 placentation, 113

paroi (une)
 primaire, 190
 secondaire, 190
 squelettique, 14, 189
 parthénocarpie expérimentale (une), 153
 parthénogenèse (une), 145, 146
 pectinase (une), 189
 pectine (une), 189
 pectique (substance), 126, 189
 pédalée (feuille), 56, 57
 pédicelle (un), 71
 pédoncule (un), 71
 peltée (feuille), 55
 penninerve (feuille), 55, 57
 pentacyclique (fleur), 85
 pentamère
 fleur, 85
 verticille, 85
 pentaploïde (albumen, noyau), 145
 pépin (un), 166
 péponide (un), 166
 pérennante (plante), 51
 périanthe (un), 81, 82, 91
 péricarpe (un), 153, 159, 160
 péridine (cloison, cloisonnement), 188
 péricycle (un), 248, 249, 260, 287
 périderme (un), 201, 251, 252, 263
 périgone (un), 91
 périgyne (un), 160
 périgyne (insertion), 85
 périmédullaire (liber), 267
 périsperme (un), 158, 159
 persistante (feuille), 51
 personée (corolle), 96, 97
 pétale (un), 13, 81, 82, 93
 pétaloïde (sépale), 91
 pétiole (un), 51, 53
 ailé, 53
 volubile, 60
 pétiole (un), 56, 60
 phase
 diploïde, 129
 haploïde, 129
 phelloderme (un), 201, 205, 233, 263
 phellogène (un), 200, 233
 phloème (un), 213, 214, 219, 260
 photosynthèse (une), 14
 phragmoplaste (un), 126
 phylloclade (un), 43
 phylode (un), 54
 phyllogenèse (une), 285, 295
 phyllotaxie (une), 63
 phyllotaxique (diagramme), 66
 physiologie végétale (la), 12
 phytogénétique (la), 12
 phytogéographie (la), 12
 phytopathologie (la), 12
 phytosociologie (la), 12
 pigment caroténoïde (un), 193, 227

pilifère
 assise, 231, 232, 248, 285
 zone, 25, 247, 248
 pinnatifide (feuille), 57
 pinnatilobée (feuille), 57
 pinnatipartite (feuille), 57
 pinnatiséquée (feuille), 57
 pistil (un), 13, 81, 82, 111
 pistillée (fleur), 86
 pivotant (système racinaire), 26
 placenta (un), 111
 placentation (une), 113, 114
 plagiotrope (croissance), 38, 40
 plan antéro-postérieur de la fleur (un), 72, 73, 82, 83
 plane (préfoliation), 62, 63
 plaque équatoriale (une), 125
 plasmique (membrane), 14, 189
 plasmodesme (un), 190, 191
 plasmolyse (une), 249
 plaste (un), 14
 plateau (un), 40, 45
 plissée (préfoliation), 62, 63
 plumule (une), 38, 153
 pluriloculaire (ovaire), 112
 pneumatophore (un), 31
 poche sécrétrice (une), 237, 239
 poil (un)
 absorbant, 25, 232, 287
 irritable, 61
 sécréteur, 227, 229, 237
 sensible, 60
 staminal, 101
 tecteur, 227, 229
 visqueux, 60
 point végétatif (un), 154
 polaire (noyau), 138, 139, 140
 pollen (un)
 banque de, 144
 germination, 143
 longévité, 107
 morphologie, 106
 pollinie (une), 106, 141
 pollinique
 sac, 101, 133
 tube, 143, 144, 178
 pollinisation (une), 140 - 143
 polyadelphie (androcée), 104
 polyakène (un), 163
 polycarpique (plante), 147
 polydrupe (une), 166
 polyembryonie (une), 146
 polygame (espèce), 86
 polymorphisme foliaire (un), 58, 59
 polysperme (drupe), 166
 polystémone (androcée), 103
 ponctuation (une), 190, 191, 218, 219
 aréolée, 216
 scalariforme, 215, 216

ponctué (vaisseau), 214, 217
 pore (un), 106, 107
 germinatif, 136, 143
 poricide (déhiscence)
 anthère, 102
 capsule, 164
 positif (géotropisme), 25
 pouvoir germinatif, 168
 préfeuille (une), 71, 72
 préfloraison (une), 97
 préfoliation (une), 62, 63
 primaire
 formation, 188
 paroi, 190
 phloème, 214, 219
 structure, 247, 259
 tissu, 188, 199
 xylème, 213, 214
 primordium (un)
 foliaire, 289, 290, 295
 gemmaire, 290, 294
 principale
 nervure, 51, 275
 racine, 25, 26
 procambial (cordon), 296
 procambium (un), 291, 294, 296
 proembryon (un), 179
 proméristème (un)
 réceptaculaire, 291
 sporogène, 291
 prophase (une), 125, 126
 prophase I, 127
 protandrie (une), 141
 protéique (assise), 156, 157
 prothalle mâle (un), 176
 protoderme (un), 285, 287, 291
 protogynie (une), 141
 protophloème (un), 214, 219, 287
 protoplasme (un), 14
 protoxylème (un), 213, 214, 287
 pseudo-fruit (un), 161
 pseudofibre (une), 218
 pseudo-verticillée (préfloraison), 97
 pubescente (feuille), 62
 pyxide (une), 165

Q

quiescent (centre)
 de la racine, 247, 248, 285, 286
 de la tige, 289

R

race (une), 15
 racème (un), 73

rachis (un)
 de feuille composée, 56
 d'épillet, 72
 racine (une), 13, 25 - 31
 de deuxième ordre, 26
 de troisième ordre, 26
 racine-crampon (une), 29, 30
 racine-étançon (une), 28
 racine pilier (une), 28
 racine-suçoir (une), 25, 30, 256
 radial (parenchyme), 218
 radicante (tige), 41
 radicelle (une), 26
 radicule (une), 25, 153, 155
 rameau (un), 13, 35, 38
 raméale (trace), 260, 294, 299
 ramification (une), 38, 39
 rampante (plante), 41
 raphé (un), 134
 raphide (une), 193
 rayé (vaisseau), 214, 217
 rayon (un), 218, 221, 222
 réceptacle (un)
 de la fleur, 81, 84
 du capitule, 74
 réceptaculaire
 coupe, 94
 proméristème, 291
 réclinée (préfoliation), 62
 régulière (fleur), 87
 renflement moteur (un), 53
 renversé (ovule), 134
 repliée (préfoliation), 62, 63
 replum (un), 113
 réserve (parenchyme de), 188, 204, 205
 résine (cellule à), 237
 résupination (une), 95
 réticulé (vaisseau), 214, 217
 révoluée (préfoliation), 62, 63
 rhizoderme (un), 248, 285, 287
 rhizogenèse (une), 285
 rhizogène (cellule), 288
 rhizoïde (un), 18
 rhizome (un), 40, 44, 268
 rhytidome (un), 248, 263, 264
 ribosome (un), 14
 rond (collenchyme), 206
 rosacée (corolle), 94, 95, 96
 rosette de feuilles (une), 42
 rotacée (corolle), 95, 96

S

sable cristallin, 193
 sac (un)
 embryonnaire, 134, 138, 139
 pollinique, 101, 133
 samare (une), 162

saprophyte, 30, 156
 saule têtard (un), 39
 scalariforme
 ponctuation, 216
 trachéide, 215
 schizogène (poche), 239
 schizolysigène (poche), 239, 240
 sclérenchyme (un), 188, 203, 207, 208
 scléreuse (cellule), 207, 208
 sclérite (une), 207, 208
 sclérophyte (un), 59, 268, 280
 scorpioïde (cyme), 75
 scutellum (un), 156
 sec (fruit), 162
 secondaire
 formation, 188
 nervure, 55, 275
 paroi, 190
 phloème, 214, 219
 structure, 251, 261
 tissu, 188, 198, 200
 xylème, 213, 214
 sécréteur
 canal, 240
 poil, 227, 229
 tissu, 188
 sécrétrice
 cellule, 237
 poche, 237, 239
 semence (une), 168
 semi-infère (ovaire), 84, 85
 séminal (tégument), 153
 sensible (poil), 60
 sépale (un), 13, 81, 82, 91 - 93
 caduc, 92, 93
 pétaloïde, 91
 sépaloïde (pétale), 93
 séparatrice (assise), 300, 301
 septicide (déhiscence)
 anthère, 102
 capsule, 164, 165
 septum (un), 113
 sessile
 feuille, 54
 fleur, 71
 silice (la), 228
 silicule (une), 165
 siliques (une), 165
 sillon (un), 107
 simple
 crible, 219, 220
 feuille, 55, 57
 fruit, 161
 gynécée, 112
 inflorescence, 73
 tissu, 187
 sinuée (feuille), 57
 siphonogamie (une), 144, 178
 somatique (cellule), 127
 sous-arbrisseau (un), 40
 sous-espèce (une), 15

sous-stomatique (chambre), 230
 soyeuse (feuille), 62
 spadice (un), 72, 73
 spathe (une), 72, 73
 spermatogène (cellule), 135, 136
 spiralé
 gynécée apocarpe, 112
 vaisseau, 214, 217
 spirallée
 feuille, 64
 fleur, 85, 103
 trachéide, 214, 215
 spore (une), 18
 sporogène
 cellule, 134, 135, 136, 137
 proméristème, 291
 sporophyte (un), 128, 129
 sporopollénine (une), 106
 squelettique (paroi), 14, 189
 stade cordiforme, 154, 155
 staminal (poil), 101
 staminée (fleur), 86
 staminode (un), 102
 statolith (un), 232
 stèle (une), 247, 248, 249
 stigmat (un), 13, 81, 82, 111
 stipelle (une), 56
 stipule (une), 51, 52, 273
 stolon (un), 41
 stomate (un), 227, 230, 231
 strobile (un), 176
 strophiole (une), 158
 structure (une)
 bicollatérale des faisceaux, 267
 collatérale des faisceaux, 260
 nodale, 299
 particulière, 255, 267
 primaire, 247, 259
 secondaire, 251, 261, 266, 267
 style (un), 13, 81, 82, 111
 suber (un), 201, 198
 de cicatrisation, 301
 subéreuse
 assise, 231, 232, 233, 248, 287
 zone, 25, 26, 248
 subérification (une), 161
 subérifié, 233, 249
 subérine (une), 191
 subérification (une), 161
 subéro-phellodermique (assise), 200, 233
 subéroïde (un), 231, 232, 233, 253, 287
 subplane (préfoliation), 63
 succulente (une), 43, 59, 280
 suffrutescente (plante), 40
 supérieure (face de la feuille), 51
 supère (ovaire), 84, 85
 surnuméraire (formation), 267
 suspenseur (un), 154, 155, 179

symbiose (une), 17, 156
 symétrie (une)
 axiale, 273
 bilatérale, 273
 symétrique
 feuille, 58
 fleur, 87
 sympodiale (ramification), 38
 synanthère (androcée), 104, 105
 syncarpe (gynécée), 112, 113
 syncytium (un), 157
 synergide (une), 138, 140
 systématique (la), 12
 système (un)
 des tissus fondamentaux, 188 - 209
 racinaire, 26
 radiculaire, 26
 vasculaire, 188

T

tallage (un), 27
 tangentielle (cloison, coupe), 188
 tanifère ou tannifère (un), 240
 tanin ou tannin (un), 193, 240
 tapis (un), 133
 tecteur (poil), 227, 229
 tégument (un), 133, 135, 136, 153
 télophase (une), 125, 126
 télophase II, 127
 temporaire (cambium), 255
 ténuinucellé (ovule), 137, 138
 tépale (un), 91
 terminal
 bourgeon, 13, 35
 méristème, 154
 terminale
 cellule, 154, 155
 fleur, 71
 temée (feuille), 65
 tertiaire (formation), 267
 têtard, 39
 tétrade (une)
 de chromatides, 127
 de grains de pollen, 106, 135, 136
 de mégaspores, 177, 178
 tétracyclique (fleur), 85
 tétradynome (androcée), 102
 tétramère
 fleur, 85
 verticille, 85
 tétraspore (une), 135
 tétrasporique (sac embryonnaire), 138, 139
 textile (fibre), 209
 thalamiflore (type), 84
 thalamus (un), 84
 thalle (un), 17, 44
 théorie des métamorphoses, 87

thylle (une), 218
 thyllose (une), 218
 thyrs (un), 77
 tige (une), 13, 35 - 46, 259 - 269
 ailé, 36, 69
 aplatie, 267
 tigelle (une), 155
 tissu (un), 187
 d'accroissement, 188
 de conduction, 144
 de protection, 188
 de revêtement, 188, 227 - 234
 de soutien, 188, 203
 de transfusion, 278
 tomenteuse (feuille), 62
 tomentum (un), 280
 tordue (préfloraison), 97
 torus (un), 216
 trace
 foliaire, 259, 273, 298, 299
 raméale, 260, 294, 299
 trachée (une), 213, 214, 216, 296
 trachéide (une), 213, 215 - 216
 transfusion (tissu de), 278
 transitoire (assise), 134, 135, 136
 transversale
 cloison, 188
 coupe, 188
 déhiscence, 165
 trichome (un), 228
 trifoliolée (feuille), 57
 trimère
 fleur, 85
 verticille, 85
 triploïde (albumen, noyau), 139, 145
 tristique (feuille), 64
 tube (un)
 criblé, 219, 297
 cristalligène, 223
 pollinique, 143, 178
 tubercule (un), 29, 44
 tubérisation (une), 255
 tubuleuse (corolle), 95, 96
 tunica (une), 290, 291
 turgescence (une), 14, 203
 turion (un), 27

U

uniloculaire (ovaire), 112
 uninerve (feuille), 55
 unipare (cyme), 39, 75
 unisexuée (fleur), 86
 unitegminé (ovule), 134, 177
 urcéolée (corolle), 95, 96
 urticant (poil), 237
 utricule (un)
 bractée, 160
 feuille, 60

V

vacuole (*une*), 14, 192
 vaisseau (*un*), 213, 214, 217, 296
 valvaire
 déhiscence (capsule), 165
 déhiscence (étamine), 102
 préfloraison, 97
 préfoliation, 63
 valvulaire (déhiscence), 102
 variété (*une*), 15
 vasculaire (système), 188
 végétatif (point), 154
 végétative
 aposporie, 145, 146
 cellule, 135
 multiplication, 27
 velamen (*un*), 253
 veloutée (feuille), 62
 ventral (épiderme), 274
 ventrale (face de la feuille), 51
 vernaculaire (nom), 15

verticille (*un*), 81, 82, 85
 verticillé (gynécée apocarpe), 112
 verticillée
 feuille, 64, 65
 préfloraison, 97
 vexillaire (appareil), 142
 vivace (plante), 51
 voile (*un*), 253, 254
 volubile
 pétiole, 60
 plante, 41
 tige, 42
 vrai (laticifère), 238
 vrille (*une*), 41, 42, 52, 56, 59

X

xanthophylle (*une*), 193
 xérophile, 277
 xérophyte (*un* ou *une*), 59
 xylème (*un*), 198, 213, 214, 297
 xylémienne (fibre), 218

Z

zoïdogamie (*une*), 178
 zoïdophile (pollinisation), 142
 zone (*une*)
 d'abscission, 300
 d'élongation, 247, 285, 289
 d'entretien de la coiffe, 285, 286
 lisse, 25
 pilifère, 25, 247, 248
 subéreuse, 26, 247, 248
 zoochorie (*une*), 168
 zygomorphe
 calice, 92
 corolle, 94, 96
 fleur, 87
 zygote (*un*), 128, 129, 145, 154

index des unités systématiques

Les noms en langue française proviennent des flores et des autres volumes de référence cités dans la bibliographie. Ils renvoient aux *noms scientifiques latins* correspondants. Les pages comportant des figures et des tableaux sont indiquées en **caractères gras**. Certaines espèces mentionnées dans le texte figurent sous le nom de leur genre.

A

- absorption, 278, 299
- acacia (un) ou *Acacia*, 54, 119
- anthracées, 72
- arabes, 19,
 - abscission, 300
 - feuille, 54, 55, 58, 59, 63, 84
 - fleur, 84
 - fruit, 162, 163, 167
 - histologie, 204, 217
- A. negundo*, 54, 58
- arabacées, 84
- chillea*, 77
- chillée (une), voir *Achillea*
- conit (un), voir *Aconitum*
- conitum, 63, 93, 94
- core (un), voir *Acorus*
- corus, 256
- ctinomyces, 16
- dansonie, 143
- esculus*, 56, 77, 169
- gavacées, 267
- gave (un) ou *Agave*, 143, 147, 280
- gropyron, 77, 106, 266
- il (un), voir *Allium*
- irabelle (une), voir *Vaccinium vitis-idaea*
- izoacées, 43, 59
- jonc (un), voir *Ulex*
- légumes
 - bleues, 16
 - brunes, 16
 - rouges, 16
 - vertes, 16
- nikékege (un), voir *Physalis*
- Allium*, 120
 - anatomie, 238
 - bulbe, 45
 - feuille, 60
 - graine, 170
 - morphogénèse, 280
 - reproduction, 146
- A. cepa*, 120
 - anatomie, 280
 - feuille, 59
 - graine, 154, 170
 - histologie, 191, 238
 - racine, 26,
 - bulbe, 45
- Alnus*, 38, 55, 78, 86, 163
- Aloe*, 59, 146, 267, 280
- Aloès (un), voir *Aloe*
- Amaranthacées, 255
- Ampélidacées, voir Vitacées
- Ampelopsis*, 41
- Anacardier (un), voir *Anacardium*
- Anacardium*, 160, 161
- Anagallis*, 164
- Ananas (un) ou *Ananas*, 71, 160, 161
- Ancolie (une), voir *Aquilegia*
- Anémone (une) ou *Anemone*, 163, 167
- Angiospermes, 19
- Annonacées, 294
- Antirrhinum*, 97, 164
- Apiacées, 120, 121
 - anatomie, 259, 260, 267
 - feuille, 51, 52
 - fleur, 84, 85, 92, 94, 104, 117
 - fruit, 154, 155, 163, 168
 - histologie, 194, 206, 207, 219, 223, 232, 240
 - inflorescence, 71, 74, 77
 - reproduction, 137, 141, 142
 - tige, 36
- Apium*, 119, 120, 206, 269
- A. graveolens*, 206
- A. graveolens* cv. *Rapaceum*, 119, 120, 269
- Apocynacées, 43, 61, 121, 223, 239
- Aquilegia*, 143, 158, 164
- Aracées
 - anatomie, 254, 255
 - fruit, 166
 - histologie, 232, 240
 - inflorescence, 72, 73, 74
- Arachide (une), voir *Arachis*
- Arachis*, 156
- Aralia*, 77
- Araliacées, 240
- Aralie (une), voir *Aralia*
- Araucaria* (un) ou *Araucaria*, 278
- Arceuthobium*, 30
- Arctium*, 95, 168
- Arécacées, 119, 120
- Arisaema*, 73
- Aristolochie (une), voir *Aristolochia*
- Aristolochia*, 142, 208, 209, 260, 262
- Aristolochiacées, 106
- Artichaut (un), voir *Cyanara*
- Arum* (un) ou *Arum*, 63, 73
- Arum* d'Éthiopie, voir *Zantedeschia*
- Asclépiadacées, 106, 121, 135, 164, 223, 239, 267
- Asclépiade (un), voir *Asclepias*
- Asclepias*, 64, 74, 106, 157, 239
- Asparagus*, 43, 119, 192
- Asperge (une), voir *Asparagus*
- Aster (un) ou *Aster*, 97
- Astéracées
 - anatomie, 260
 - feuille, 61
 - fleur, 85, 86, 92, 93, 95, 97, 104, 107, 114, 117
 - fruit, 162
 - histologie, 193, 223, 232, 238, 240
 - inflorescence, 71, 74, 77, 122
 - reproduction, 142, 145
 - tige, 43
- Astragale (un), voir *Astragalus*
- Astragalus*, 113, 119, 164
- Atropa*, 92, 93, 95, 141, 256
- Aubépine (une), voir *Crataegus*
- Aucuba* (un) ou *Aucuba*, 54
- Aulne (un), voir *Alnus*
- Avena*, 19, 77, 101, 141, 156
- Avicennia* (un) ou *Avicennia*, 31, 120
- Avocatier (un), voir *Persea*
- Avoine (une), voir *Avena*

Azalée (une), voir *Azalea*
Azalea, 229, 230

B

Balsamine (la), voir *Impatiens*
 Bambou (le), voir *Bambusa*
Bambusa, 51, 52, 147
 Bananier (le), voir *Musa*
 Baobab (le), voir *Adansonia*
 Bardane (la), voir *Arctium*
 Bégonia (le) ou *Begonia*, 119
 racine, 27
 feuille, 58
 fleur, 85
 reproduction, 141
 histologie, 193
 Bégoniacées, 113
 Belladone (la), voir *Atropa*
 Benoîte (la), voir *Geum*
Berberis, 119, 120
 anatomie, 292
 feuille, 61
 pollinisation, 140
Beta, 19, 119, 120
 anatomie, 255, 267, 269
 graines, 158
 histologie, 193, 205
 racine, 26, 29
 reproduction, 147
 Betterave (la), voir *Beta*
Betula
 anatomie, 263, 264
 fruit, 163
 histologie, 233, 234
 inflorescence, 78, 86
 Bétulacées, 163
 Bident (le) ou *Bidens*, 162
 Bignoniacées, 158
 Blé (le), voir *Triticum*
 Bleuets (le), voir *Centaurea*
 Bleuets (le), voir *Vaccinium*
 Boraginacées, 75, 137, 163, 228
Bougainvillea, 72, 119
 Bougainvillée, voir *Bougainvillea*
 Bouleau (le), voir *Betula*
Brasenia, 55
 Brasénie, voir *Brasenia*
Brassica, 119, 165, 169, 228
 B. napus, 205
 B. oleifera, 157
 B. oleracea cv *Gemmifera*, 37
 Brassicacées
 anatomie, 250
 fleur, 91, 94, 102, 113, 116
 fruit, 165
 histologie, 239
 inflorescence, 71

Broméliacées, 71, 143, 254
Brunella ou *Prunella*, 76
 Brunelle (la), voir *Brunella*
 Bruyère (la), voir *Erica*
Bryophyllum (le), voir *Kalanchoe*
 Bryophytes, 17, 18
 Buis de sapin (le), voir *Taxus*

C

Cacaoyer (le), voir *Theobroma*
 Cactacées, 121
 anatomie, 268, 269, 280
 feuille, 54, 61
 fleur, 85, 94, 103, 113
 morphogénèse, 293, 300
 tige, 43
 Caféier (le), voir *Coffea*
Calluna, 94
 Callune (la), voir *Calluna*
Caltha, 164
 Camélia (le) ou *Camellia*, 208
Campanula, 95
 Campanule (la), voir *Campanula*
Cannabis, 86, 141, 209, 229, 239
 Cannacées, 102
 Canne à sucre (la), voir *Saccharum*
 Canneberge (la), voir *Vaccinium*
 Caprifoliacées, 121, 134
Capsella, 165
 Capselle (la), voir *Capsella*
 Capucine (la), voir *Tropaeolum*
Caragana, 56, 167
Cardamine bulbifera, 46
Carduus, 95
Carex (le) ou *Carex*, 91, 160
 Carotte (la), voir *Daucus*
Carum, 36, 71, 84
 Carvi (le), voir *Carum*
 Caryophyllacées, 75, 105, 114, 164
Cassia, 275
Castanea
 fruit, 160, 162
 Céleri (le), voir *Apium graveolens*
 Céleri-rave (le), voir *Apium graveolens*
 cv. *Rapaceum*
 Centaurée (la), voir *Centaurea*
 Centaurée noire (la), voir *Centaurea nigra*
Centaurea, 15, 74, 105
 C. nigra, 74
 Cératophylle (le), voir *Ceratophyllum*
Ceratophyllum, 143
 Céréus (le) ou *Cereus*, 61, 121
 Cerisier (le), voir *Prunus cerasus*
 Cerisier de Virginie (le), voir *Prunus virginiana*
 Césalpiniacées, 240, 275
 Champignons, 17

Chanvre (le), voir *Cannabis*
 Chardon (le), voir *Carduus*
 Chardon de Russie (le), voir *Salsola*
 Châtaigner (le), voir *Castanea*
 Chélidoine (la), voir *Chelidonium*
Chelidonium, 69, 158, 238, 239
 Chêne (le), voir *Quercus*
 Chêne-liège (le), voir *Quercus suber*, 264
 Chénopode (le), voir *Chenopodium*
 Chénopodiacées, 103, 114, 120, 255, 267, 267
Chenopodium, 103
 Chèvrefeuille (le), voir *Lonicera*
 Chicot du Canada (le), voir *Gymnocladus*
 Chiendent (le), voir *Agropyron*
Chlorophytum, 146, 230
 Chou (le), voir *Brassica*
 Chou de Bruxelles (le), voir *Brassica oleracea* cv *Gemmifera*
 Chrysanthème (le), voir *Chrysanthemum indicum*
Chrysanthemum
 C. indicum, 229
 C. leucanthemum, 74, 95, 97, 240
 Ciguë (la), voir *Conium*
Cinchona, 158, 209
Cirsium, 95
 Citronnier (le), voir *Citrus limonium*
 Citrouille (la), voir *Cucurbita*
Citrus
 C. limonium, 84, 119, 120
 C. aurantium var. *dulcis*
 fleur, 84, 104
 fruit, 159
 C. aurantium var. *decumana*, 43, 53
 Claytonie perfoliée (la), voir *Claytonia*
Claytonia, 65
Clematis, 41, 60, 163, 167, 299
 Clématite (la), voir *Clematis*
Cobaea, 143
 Cobée (le), voir *Cobaea*
 Coca (le), voir *Erythroxylon*
Cocos, 147
 fruit, 156, 160
 Cocotier (le), voir *Cocos*
Coffea, 166
Colchicum, 148, 164, 165
 Colchique (le), voir *Colchicum*
 Coléus (le) ou *Coleus*
 feuille, 54, 64
 histologie, 187, 207
 morphogénèse, 290, 294, 299, 300
 Colza (le), voir *Brassica oleifera*
 Composées, voir *Astéracées*
Comptonia, 91
 Comptonie, voir *Comptonia*
 Concombre (le), voir *Cucumis sativus*
 Coniféroïdes, 176

onium, 84
 onsoude (la), voir *Symphytum*
 onvallaria, 44, 55, 73, 74, 265, 266
 onvolvulus, 42, 95, 119, 238, 293
 opaïer (le), voir *Copaifera*
 opaïfera, 240
 opayer (le), voir *Copaifera*
 oqueret (le), voir *Physalis*
 ormier (le), voir *Sorbus*
 ornophytes, 17
 ornacées, 84
 ornifle (la), voir *Ceratophyllum*
 ornouiller (le), voir *Cornus*
 omus, 84, 119
 oronilla, 164
 oronille (la), voir *Coronilla*
 orylus
 fruit, 160, 162
 tige, 39,
 otoneâster (le) ou *Cotoneaster*, 41, 51
 otonnier (le), voir *Gossypium*
 ourge (la), voir *Cucurbita pepo*
 ouronne d'épines (la), voir *Euphorbia splendens*
 rassulacées, 43, 59, 280
 rataegus, 43, 119, 120
 répis (le) ou *Crepis*, 145
 rinum (le) ou *Crinum*, 193
 rocus (le) ou *Crocus*, 45
 rocifères, voir Brassicacées
 cryptogames vasculaires, 18, 213
Cucumis, 114
C. sativus, 58, 114, 166
Cucurbita, 114, 147, 219
C. pepo
 anatomie, 267
 fleur, 105
 histologie, 194, 216, 219, 220
 reproduction, 147
 Cucurbitacées, 36, 104, 114, 166, 194, 228, 267
Cuscuta, 30, 120, 256
 Cuscutacées, 30
 Cuscute, voir *Cuscuta*
Cyanara, 71, 74
 Cyanobactéries, 16
 Cycadales, 176, 178
Cycas (le) ou *Cycas*, 176, 178, 180, 209, 278
 Cypéracées, 36, 51, 64, 91, 114, 135, 191, 228
Cypripedium, 95

D

Dahlia (le) ou *Dahlia*, 29, 120
 Dattier (le), voir *Phoenix dactylifera*

Daucus, 120
 anatomie, 255, 269
 fleur, 84, 119
 histologie, 193, 205, 206
 inflorescence, 71
 racine, 26, 29
 reproduction, 147
 tige, 36
 Dentaire (la), voir *Dentaria*
Dentaria, 46
 Desmodie (la), voir *Desmodium*
Desmodium, 164
Dianthus
 fleur, 85, 94
 fruit, 165,
 inflorescence, 75
 anatomie, 299
 Diatomées, 16
 Dicotylédones, 19, 247, 259, 273
 Dieffenbachia (le) ou *Dieffenbachia*
 anatomie, 265
 feuille, 51, 52
 histologie, 193, 205, 206, 207
 Digitale (la), voir *Digitalis*
Digitalis, 53
Dionaea
 feuille, 60, 61
 histologie, 229
 Dionée (la), voir *Dionaea*
 Dioscoréacées, 120, 267
 Douce-amère, voir *Solanum dulcamara*
 Dracéna (le) ou *Dracaena*, 254, 267, 291
D. draco, 254, 266, 267, 291
 Dragonnier (le), voir *Dracaena draco*
Drosera, 60

E

Ecballium, 167
 Écuelle d'eau (une), voir *Hydrocotyle*
 Edelweiss (un), voir *Leontopodium*
Elaeïs, 147
Elodea
 anatomie, 268
 fleur, 106
 feuille, 65
 histologie, 205
 racine, 25
 reproduction, 143
 Élodée (une), voir *Elodea*
 Épervière (une), voir *Hieracium*
 Éphédra (un) ou *Ephedra*, 177, 216
 Éphédracées, 121
 Épicéa (un), voir *Picea*
 Épicéa (un) marial, voir *Picea mariana*
 Épilobe (un), voir *Epilobium*
Epilobium, 157, 167
 Épinette (une) noire, voir *Picea mariana*

Épine-vinette (une), voir *Berberis*
 Épiscia (un) ou *Episcia*, 229
Equisetum, 18
 Érable (un), voir *Acer*
 Érable à Giguère (un), voir *Acer negundo*
 Éranthis (un) ou *Eranthis*, 156
Erica, 94, 95, 102
 Éricacées, 102, 106, 106, 135
 Ériocaulacées, 122
Eryngium, 74
Erythroxylon, 223
Eucalyptus (un) ou *Eucalyptus*, 40, 239, 264, 275
 Eucaryotes, 16
Eugenia, 239
 Eupatoire (une), voir *Eupatorium*
Eupatorium, 145
 Euphorbe (une), voir *Euphorbia*
Euphorbia, 119, 121
 feuille, 52, 61
 histologie, 238, 239
 inflorescence, 75, 76
E. pulcherrima, 76, 119
E. splendens, 52, 76
 Euphorbiacées, 119, 120, 121
 anatomie, 267, 268, 280
 feuille, 61
 histologie, 194, 223, 239
 inflorescence, 71, 76
 reproduction, 158
 tige, 43
 Euphrase (une), voir *Euphrasia*
Euphrasia, 30

F

Fabacées, 117, 121
 fleur, 87, 95, 104, 112, 113, 117
 fruits, 163, 164, 167
 reproduction, 141
 tige, 36
Fagopyrum, 194
Fagus, 63, 163
Festuca, 277
 Fétuque (la), voir *Festuca*
 Ficaire (la), voir *Ranunculus ficaria*
Ficus
 anatomie, 274, 275, 276
 fruit, 160, 161
 histologie, 191, 228, 239
 racine, 28
 reproduction, 142
 Figuier (le), voir *Ficus*
Fragaria, 120
 anatomie, 292
 fleur, 92, 112
 fruit, 160, 161, 163
 racine, 20
 tige, 41

Fragon (*le*), voir *Ruscus*
 Fraisier (*le*), voir *Fragaria*
 Framboisier (*le*), voir *Rubus idaeus*
Fraxinus, 63, 162, 167
 Frêne (*le*), voir *Fraxinus*
 Fritillaire (*la*), voir *Fritillaria*
Fritillaria, 138, 140, 145
 Fuchsia (*le*) ou *Fuchsia*, 299

G

Gaillet (*le*), voir *Galium*
Galium, 52, 163
Gaultheria, 95
 Gauthérie, voir *Gaultheria*
 Genêt (*le*), voir *Genista*
 Génévrier (*le*), voir *Juniperus*
Genista, 36, 54
Gentiana, 158, 167, 219, 256
 Gentianacées, 219
 Gentiane (*la*), voir *Gentiana*
 Géraniacées, 84, 163
 Géranium (*le*) ou *Geranium*
 fleur, 84, 103
 fruit, 163, 167
 histologie, 229
 Germandrée (*la*), voir *Teucrium*
 Gesnériacées, 104
 Gesse sans feuilles (*la*), voir *Lathyrus aphaca*
 Gesse (*la*), voir *Lathyrus*
Geum, 163, 168
 Ginkgo (*le*) ou *Ginkgo*, 122, 177, 180, 278, 292
 Ginkgoacées, 122, 240
 Ginkgoales, 176, 178
 Giroflée (*la*), voir *Matthiola*
 Girofler (*le*), voir *Eugenia*
Gladiolus, 45
 Glaïeul (*le*), voir *Gladiolus*
Glechoma, 41
 Gnétacées, 216
 Gnétales, 177
 Gnetum (*le*) ou *Gnetum*, 177
Gossypium, 157, 209
 Gouet (*le*), voir *Arum*
 Graminées, voir Poacées
 Grande-berce (*la*), voir *Heracleum*
 Grassette (*la*), voir *Pinguicula*
 Grenadier (*le*), voir *Punica*
 Groseiller (*le*), voir *Ribes*
 Gui (*le*), voir *Viscum*
Gymnocladus, 56
 Gymnospermes, 18, 107, 122
 anatomie, 252, 262, 278, 279, 299
 histologie, 221
 reproduction, 175-181

H

Haricot (*le*), voir *Phaseolus*
Hedera, 119
 feuille, 58, 74
 fleur, 166
 inflorescence, 77
 racine, 25, 29, 30
 tige, 41
Hedisarum, 164
Helianthus, 74, 207, 260
 Hellébore (*un*), voir *Helleborus*
Helleborus
 anatomie, 274, 276
 feuille, 56
 fleur, 111,
 fruit, 164,
 histologie, 207, 230
Heracleum, 52
 Hêtre (*le*), voir *Fagus*
 Hévéa (*un*) ou *Hevea*, 238, 239
Hibiscus (*un*) ou *Hibiscus*, 92, 229
Hieracium, 41, 42, 145
H. pilosella, 41, 42
Hordeum, 35, 141
 Houblon (*le*), voir *Humulus*
 Houx (*le*), voir *Ilex*
Hoya, 74, 79, 267
Humulus, 42, 86, 141, 229, 292
 Hydrocotyle (*une*) ou *Hydrocotyle*, 55, 74
Hypericum
 fleur, 103, 104
 reproduction, 145
 fruit, 164, 165
 histologie, 239

I

If (*un*), voir *Taxus*
Ilex, 61, 119, 207
Impatiens, 84, 92, 167
Iriartaea, 119, 120
 Iriartée (*une*), voir *Iriartaea*
 Iridacées, 85
 Iris (*un*) ou *Iris*
 anatomie, 253, 254
 feuille, 63
 fleur, 72, 111, 112
 fruit, 156
 reproduction, 142
 tige, 44
 Iris (*un*) marcheur, voir *Neomarica*
 Ivraie (*une*), voir *Lolium*

J

Jargeau (*le*), voir *Vicia*
 Jasmin (*le*), voir *Jasminum*
Jasminum, 95, 252
 Joubarbe (*la*), voir *Sempervivum*
 Juglandacées, 114
Juglans
 fruit, 166
Juniperus, 86, 180, 299

K

Kalanchoe, 28, 29, 37, 62, 229
K. tomentosum, 62
 Kalanchoé tomenteux (*le*), voir *Kalanchoe tomentosum*

L

Labiées, voir Lamiacées
Lactuca, 97, 238
 Laïche (*la*), voir *Carex*
 Laiteron (*le*), voir *Sonchus*
 Laitue (*la*), voir *Lactuca*
 Lamiacées
 anatomie, 259,
 feuille, 64
 fleur, 87, 93, 97, 102
 fruit, 163
 inflorescence, 77
 morphogenèse, 299
 reproduction, 141
 tige, 36
 Lamier (*le*), voir *Lamium*
Lamium, 141
 Lampourde, (*la*) voir *Xanthium*
 Lanterne chinoise, voir *Physalis*
Lathyrus, 36, 41, 52, 54, 59, 60, 69
Lathyrus aphaca, 52, 54, 59
 Lauracées, 223
 Laurier (*le*), voir *Laurus*
 Laurier-rose (*le*), voir *Nerium*
Laurus, 221, 238
 Lavande (*la*), voir *Lavandula*
Lavandula, 237
 Légumineuses, voir Fabacées
Lemna, 44
 Lemnacées, 44
 Lentille d'eau (*la*), voir *Lemna*
Leontopodium, 77
 Lierre (*le*), voir *Hedera*

Lierre terrestre (*le*), voir *Glechoma*
Ligustrum, 229, 276
 Lilas (*le*), voir *Syringa*
 Liliacées, 43, 118, 267
 Liliopsides, 19, 93
Lilium, 119, 120
 embryon, 155
 feuille, 60
 fleur, 19, 85, 91
 reproduction, 134, 137, 138, 140, 145, 146,
 bulbe, 45, 46
Limonium, 36
 Lin (*le*), voir *Linum*
 Linare (*la*), voir *Linaria*
Linaria, 97
Linnaea, 40, 121
 Linnée (*la*), voir *Linnaea*
Linum, 112, 209
Liriodendron, 63, 216
 Lis (*le*), voir *Lilium*
 Liseron (*le*), voir *Convolvulus*
Lithops, 59
Lithospermum, 241
 Loganiacées, 219
Lolium, 77
Lonicera, 143
 Loranthacées, 30
 Lunaire (*la*), voir *Lunaria*
Lunaria, 158, 167
 Lupin (*le*), voir *Lupinus*
Lupinus, 56, 73, 79, 95
Lycopodium, 18
 Lycopside (*une*), voir *Lycopsis*
Lycopsis, 62
 Lys (*le*), voir *Lilium*
Lythrum, 36, 141

M

Macaranga (*la*) ou *Macaranga*, 120
 Magnolia (*le*) ou *Magnolia*, 84, 112, 218
 Magnoliacées, 85
 Magnoliopsides, 19
 Maïs (*le*), voir *Zea*
Malus
 fleur, 84, 85, 92, 94
 fruit, 160, 166
 reproduction, 145
 tige, 37
Malva, 92, 104, 163
 Malvacées, 92, 104, 163, 223, 250
 Malvales, 104
 Marantacées, 102
Marchantia, 18
 Marguerite (*la*), voir *Chrysanthemum*
leucanthemum

Marronnier (*le*), voir *Aesculus*
 Massette (*la*), voir *Typha*
Matthiola, 165
 Mauve (*la*), voir *Malva*
 Mélampyre (*le*), voir *Melampyrum*
Melampyrum, 30, 256
 Melon (*le*), voir *Cucumis*
 Ménispermacées, 267
Mentha, 120
 feuille, 64
 fleur, 104
 histologie, 207, 227, 229
 inflorescence, 76, 78
 tige, 44
 Menthe (*la*), voir *Mentha*
 Millepertuis (*le*), voir *Hypericum*
 Mimosa (*le*) ou *Mimosa*, 53, 56
 Mimule (*le*), voir *Mimulus*
Mimulus, 143
Mitchella, 40, 121
 Molène (*la*), voir *Verbascum*
 Momordique (*la*), voir *Ecballium*
Monarda, 104
 Monarde (*la*), voir *Monarda*
 Monocotylédones, 19
 Monotropacées, 30
 Monstera (*le* ou *la*) ou *Monstera*, 29, 254, 255
 Morelle (*la*), voir *Solanum*
 Morelle douce-amère (*la*), voir *Solanum*
dulcamara
Morus, 160
 Mouron des oiseaux (*le*), voir *Stellaria*
 Mouron rouge (*le*), voir *Anagallis*
 Mousse de mer (*la*), voir *Zostera*
 Moutarde (*la*), 165, 168
 Muflier (*le*), voir *Antirrhinum*
 Muguet (*le*), voir *Convallaria*
 Mûrier (*le*), voir *Morus*
Musa, 40, 44, 238, 275
 Muscadier (*le*), voir *Myristica*
 Myosotis (*le*) ou *Myosotis*, 75, 95, 163
Myrica, 91
 Myriophylle (*le*), voir *Myriophyllum*
Myriophyllum, 58
 Myrique, voir *Myrica*
Myristica, 158
 Myrtacées, 106, 239, 267, 275
 Myrtille (*la*), voir *Vaccinium myrtillus*

N

Narcisse (*le*), voir *Narcissus*
Narcissus, 93, 119, 277
 Natrices, 178, 180
 Navet (*le*), voir *Brassica napus*
 Nénuphar (*le*), 84, 93, 103, 208
Neomarica, 146

Népente (*le*), voir Népenthès
 Népenthès (*le*) ou *Nepenthes*, 120
Nerium,
 feuille, 63, 64, 65
 histologie, 193, 228, 231, 239
 anatomie, 275, 280
Nicotiana, 191, 219
Nigella, 71, 145
 Nigelle (*la*), voir *Nigella*
 Noisetier (*le*), voir *Corylus*
 Noyer (*le*), voir *Juglans*
Nuphar, 84, 208
 Nyctaginacées, 72
Nymphaea, 84
 Nymphéacées, 85, 94, 103, 287, 287

O

Odontites, 30
 Oeillet (*un*), voir *Dianthus*
Oenothera, 42, 168
 Oignon (*un*), voir *Allium cepa*
 Oiseau de paradis (*un*), voir *Strelitzia*
Olea
 fruit, 166
 histologie, 208
 Olivier (*un*), voir *Olea*
 Ombellifères, voir Apiacées
 Onagre (*un*), voir *Oenothera*
 Ophrys (*un*) ou *Ophrys*, 29
 Opuntia (*un*) ou *Opuntia*, 61
 Oranger (*un*), voir *Citrus aurantium* var.
dulcis
 Orchidacées, 19, 30
 anatomie, 227, 254
 fleur, 85, 95, 96, 104, 106, 113, 118
 fruit et graine, 156, 165
 inflorescence, 72
 mycorhize, 29
 reproduction, 135, 141
 tubercule, 29
 Orchis (*un*) ou *Orchis*, 29, 105, 120, 165
 Orge (*une*), voir *Hordeum*
 Origan (*un*), voir *Origanum*
Origanum, 104
 Orme (*un*), voir *Ulmus*
 Orobanchacées, 30, 156
 Orpin (*un*), voir *Sedum*
 Ortie (*une*), voir *Urtica*
 Oseille (*une*), voir *Rumex*

P

Pachypode (*un*), voir *Pachypodium*
Pachypodium, 61, 121

- Pachystachys*, 72, 119
Paeonia, 68, 154, 164,
Pain de perdrix (*le*), voir *Mitchella*
Palétuvier (*le*), voir *Rhizophora*
Palmiers
anatomie, 265
feuille, 56, 61
fleur, 81
histologie, 228
inflorescence, 72
racine, 29
reproduction, 147
Pamplemoussier (*le*), voir *Citrus aurantium* var. *decumana*
Panais (*le*), voir *Pastinaca*
Pandanacées, 120
Pandanus (*un*) ou *Pandanus*, 28, 120
Panicaud (*le*), voir *Eryngium*
Papaver,
fleur, 92, 93, 111, 112
fruit, 159, 164, 165
histologie, 238, 239
inflorescence, 71
Papavéracées, 91, 113, 223, 238, 239, 250
Papilionacées, voir Fabacées
Parnassia, 102
Parnassie (*la*), voir *Parnassia*
Parthenocissus, 41
Passiflora, 85
Passiflore (*la*), voir *Passiflora*
Pastinaca, 26, 119
Pâturin (*le*), voir *Poa*
Pâturin bulbeux (*le*), voir *Poa annua* var. *vivipara*
Pavot (*le*), voir *Papaver*
Pélargonium (*le*) ou *Pelargonium*, 27, 52, 84, 237
Pensée (*la*), voir *Viola*
Pereskia, 61
Persea, 166, 234
Pervenche (*la*), voir *Vinca*
Petit gui (*le*), voir *Arceuthobium*
Petit houx (*le*), voir *Ruscus*
Petit-prêcheur (*le*), voir *Arisaema*
Petite oseille (*la*), voir *Rumex*
Peuplier (*le*), voir *Populus*
Phalangère (*la*), voir *Chlorophytum*
Phanérogames, 18
Phaseolus
feuille, 56
fleur, 87, 104
graine et fruit, 153, 158, 168, 169
histologie, 208
reproduction, 141
Phénix (*le*), voir *Phoenix*
Philodendron (*le*) ou *Philodendron*,
histologie, 218, 240
racine, 25, 29, 30,
Phoenix (*le*) ou *Phoenix*, 166
P. dactylifera
fruit, 166
Physalis, 93, 160
Picea, 19, 27, 55
P. mariana, 27
Pied-de-veau (*le*), voir *Arum*
Pinguicula, 60
Piloselle (*la*), voir *Hieracium pilosella*
Piment royal (*le*), voir *Myrica*
Pin (*le*), voir *Pinus*
Pinacées, 231, 240
Pinguicula, 60
Pinus
anatomie, 252, 262, 278, 279, 280
feuille, 59
fleur, 106
histologie, 216, 218, 222, 228, 231, 240
reproduction, 86, 142, 175 - 181
Piper, 158
Pipéracées, 166
Pissenlit (*le*), voir *Taraxacum*
Pisum, 119, 120
feuille, 56, 60
fleur, 87, 95, 104
fruit, 164, 169, 170
reproduction, 141, 147
Pivoine (*la*), voir *Paeonia*
Plantaginacées, 55
Plantago, 26, 55, 73, 165, 275
Plantain (*le*), voir *Plantago*
Plante à fleurs de porcelaine (*la*), voir *Hoya*
Plante araignée (*la*), voir *Chlorophytum*
Plante caillou (*la*), voir *Lithops*
Plante sucre d'orge (*la*), voir *Pachystachys*
Platanus (*le*), voir *Platanus*
Platanus, 263, 264
Poa, 46, 145, 146, 277
Poa annua var. *vivipara*, 46
Poacées
anatomie, 260, 265, 277, 278
feuille, 51, 52, 53, 55, 64
fleur, 81, 101, 107, 111, 112
fruit, 156, 162, 170
histologie, 191, 194, 228
inflorescence, 72, 77
morphogénèse, 292, 293
racine, 26, 27
reproduction, 141, 142
tige, 35, 36, 42
Podostémacées, 29
Poinsettia (*la*), voir *Euphorbia pulcherrima*
Poirier (*le*), voir *Pyrus*
Pois (*le*), voir *Pisum*
Pois de Sibérie (*le*), voir *Caragana*
Poivrier (*le*), voir *Piper*
Polygonacées, 53, 267
Polygonum, 46, 53, 138, 292
Polygonum viviparum, 46
Polypodium, 18
Polytrichum, 18
Pomme de terre (*la*), voir *Solanum tuberosum*
Pommier (*le*), voir *Malus*
Populage (*le*), voir *Caltha*
Populus
anatomie, 263, 264
feuille, 63, 68
graine, 157, 167
morphogénèse, 299, 300
tige, 37, 38
Posidonia, 91
Posidonie (*la*), voir *Posidonia*
Potamogeton, 91, 205, 268
Potamogetonacées, 53
Potamogeton (*le*), voir *Potamogeton*
Potentilla, 41, 92, 160, 163, 292
P. anserina, 41
Potentille (*la*), voir *Potentilla*
Potentille ansérine (*la*), voir *Potentilla anserina*
Préphanérogames, 180
Primevère (*la*), voir *Primula*
Primula, 92, 93, 141
Primulacées, 105, 106, 114
Procaryotes, 16
Prunella ou *Brunella*, 76
Prunelle (*la*), voir *Prunella*
Prunier (*le*), voir *Prunus domestica*
Prunus, 39, 63, 73, 84, 85, 112, 122, 160
P. cerasus
fleur, 84, 85
fruit, 160
tige, 39,
P. domestica, 63, 84
P. virginiana, 73
Ptéridophytes, 17, 18, 19, 213
Punica, 112
Pyrus
abscission, 300
fleur, 74, 79, 85, 92
fruit, 159, 160, 166
histologie, 208
tige, 38,
Q
Quenouille (*la*), voir *Typha*
Quercus
feuille, 63, 68
fruit, 160, 162, 163, 169
reproduction, 144
Quinquina (*le*), voir *Cinchona*

R

adis (*le*), voir *Raphanus*
anunculus
 anatomie, 249, 250, 255, 260, 262
 feuille, 58, 59
 fleur, 84
 fruit, 163
 histologie, 204, 230, 232
 inflorescence, 75, 84, 93, 112
 morphogenèse, 288
 reproduction, 145
 tige, 41, 46
R. ficaria, 46, 205, 249, 255
aphanus, 93, 269
 enonculacées, 73, 85, 94, 103, 112, 155, 267
 enoncule (*la*), voir *Ranunculus*
 enouée (*la*), voir *Polygonum*
 enouée vivipare, voir *Polygonum viviparum*
 lésédacées, 111
rheum, 53, 268
 rhinanth (*le*), voir *Rhinanthus*
rhinanthus, 256
 rhipsallis (*le*) ou *Rhipsalis*, 120
rhizophora, 28, 29, 31, 120
 rhizophytes, 19
rhododendron, 102
 rhubarbe (*la*), voir *Rheum*
ribes, 40
 fruit, 166
 ricin (*le*), voir *Ricinus*
ricinus
 graine, 154, 157, 158, 169
 histologie, 194
 inflorescence, 86, 101
 racine, 26
Robinia, 52, 119, 120
 Robinier (*le*), voir *Robinia*
 Romarin (*le*), voir *Rosmarinus*
 Ronce (*la*), voir *Rubus*
Rosa, 19, 119
 feuille, 52
 fleur, 84, 85, 94, 106
 fruit, 160, 161 - 163
 histologie, 208, 229, 240
 Rosacées, 84, 85, 92, 94, 103, 104, 106, 112, 117, 122
 Rose de Chine (*la*), voir *Hibiscus*
 Rosier (*le*), voir *Rosa*
Rosmarinus, 63
 Rossolis (*le*), voir *Drosera*
 Rubiacées, 91, 92, 121, 163

Rubus, 27, 119, 229
R. idaeus, 37, 166, 229
Rumex, 37, 55, 160
Ruscus, 43, 119
 Rutacées, 84, 166

S

Sabot de la Vierge (*le*), voir *Cypripedium*
Saccharum, 28
 Sagittaire (*la*), voir *Sagittaria*
Sagittaria, 55, 58, 59
 Sainfoin (*le*), voir *Hedysarum*
 Saintpaulia (*le*) ou *Saintpaulia*, 104, 229
 Salicaire (*la*), voir *Lythrum*
 Salicorne (*la*), voir *Salicornia*
Salicornia, 120, 121
Salix, 39, 52, 78, 86, 91, 141, 167, 234, 300
 abscission, 300
 feuille, 52
 fleur, 86, 91
 graine, 157, 167
 histologie, 234
 inflorescence, 78
 reproduction, 134, 141
 tige, 38, 39
 Salsepareille (*la*), voir *Smilax*
 Salsifis (*le*), voir *Tragopogon*
Salsola, 168
Salvia, 40, 142, 143, 163
Sambucus, 63, 233, 234, 260
 Sapin (*le*), voir *Abies*
Sarracenia, 60, 120
 Sarracénie (*la*), voir *Sarracenia*
 Sarrasin (*le*), voir *Fagopyrum*
 Sauge (*la*), voir *Salvia*
 Saule (*le*), voir *Salix*
 Saxifragacées, 85, 102, 106
 Scrophulariacées, 30, 97, 102
Secale, 35, 194
Sedum, 59, 103, 280
 Seigle (*le*), voir *Secale*
Sempervivum, 280
 Séné (*le*), voir *Cassia*
Senecio, 26, 121
 Sénéçon (*le*), voir *Senecio*
 Sensitive (*la*), voir *Mimosa*
 Séquoia (*le*) ou *Sequoia*, 40, 291
Sequoiadendron, 291
 Silène (*le*) ou *Silene*, 75, 93, 94, 95, 164
 Silphium (*le*) ou *Silphium*, 65, 229, 275
Smilax, 204, 232, 253, 265
 Solanacées, 87, 154, 219, 256, 267

Solanum, 42, 193
S. dulcamara, 42
S. lycopersicum
 fleur, 87, 92, 95
 histologie, 189
S. tuberosum, 19, 28, 119, 120
 anatomie, 260, 267
 fleur, 87, 95
 histologie, 193, 194, 205, 206, 219
 morphogenèse, 292
 reproduction, 147
 tige, 44
 Solidage (*le*), voir *Solidago*
Solidago, 252
Sonchus, 54, 55
 Sorbier (*le*), voir *Sorbus*
Sorbus, 69
 Soude roulante (*la*), voir *Salsola*
 Spargoute (*la*), voir *Spergula*
Spergula, 158, 167
 Spermatophytes, 17 - 19, 213
 Stapélia (*le* ou *la*) ou *Stapelia*, 142
 Stapélie (*la*), voir *Stapelia*
 Statice (*le*), voir *Limonium*
 Stellaire (*la*), voir *Stellaria*
Stellaria, 164
 Sterculiacées, 294
Strelitzia, 158
Strychnos, 219
 Sureau (*le*), voir *Sambucus*
Symphoricarpos, 134
 Symphorine (*la*), voir *Symphoricarpos*
Symphytum, 95
Syringa
 feuille, 55, 63,
 fleur, 95,
 graine, 158, 167
 inflorescence, 77,
 tige, 38, 39,

T

Tabac (*le*), voir *Nicotiana*
 Tabac du diable (*le*), voir *Veratrum*
Taenyophyllum, 29
 Tényophylle (*le*), voir *Taenyophyllum*
Taraxacum
 feuille, 69
 fleur, 92, 93, 97, 106, 112
 fruit, 162, 167
 histologie, 238, 239
 inflorescence, 71, 74
 organogenèse, 293
 reproduction, 144, 145
 tige, 36, 42
Taxus, 176, 177, 180
 Teck (*le*), voir *Tectona*

- Tectona*, 218
 Térébinthacées, 240
Teucrium, 97
Thalictrum, 119
 Thallophytes, 17
Thea, 208, 232
 Théales, 104
 Théier (*le*), voir *Thea*
Theobroma, 294
Thlaspi (*le*) ou *Thlaspi*, 165
Thuja, 299
Thuya (*le*), voir *Thuja*
Thym (*le*), voir *Thymus*
Thymus, 40, 92, 104
Tilia
 anatomie, 261, 262
 fruit, 167
 histologie, 208, 217, 222, 233
 morphogenèse, 296
 tige, 39
 Tiliacées, 223
 Tilleul (*le*), voir *Tilia*
 Tomate (*la*), voir *Solanum lycopersicum*
 Toque (*la*), voir *Arctium*
 Tournesol (*le*), voir *Helianthus*
 Trachéophytes, 19
Tradescantia, 101
Tragopogon, 26
Tropaeolum, 119
 Trèfle (*le*), voir *Trifolium*
 Trèfle blanc (*le*), voir *Trifolium repens*
 Trèfle rampant (*le*), voir *Trifolium repens*
Trifolium, 53, 65, 68, 94
 T. repens, 41
Triticum, 19
 anatomie, 265
 fleur, 101
 fruit, 156, 170
 histologie, 194
 inflorescence, 77
 reproduction, 141
 tige, 35
 Troène (*le*), voir *Ligustrum*
Tropaeolum, 55, 60, 71, 84, 92, 119
Tulipa, 19,
 feuille, 60,
 fleur, 91,
 fruit, 165
 inflorescence, 71,
 bulbe, 45,
 Tulipe (*la*), voir *Tulipa*
 Tulipier (*le*), voir *Liriodendron*
 Tussilage (*le*), voir *Tussilago*
 Tussilago, 274
 Typha, 106, 167
- U**
- Ulex*, 43
Ulmus, 58, 64, 162, 167
Urtica, 237, 239, 251
 Utriculaire (*une*), voir *Utricularia*
Utricularia, 58, 60, 20
 Uvulaire (*une*), voir *Uvularia*
Uvularia, 65
- V**
- Vaccinium*, 15, 95, 102
 V. myrtillus, 15, 102
 V. vitis-idaea, 15, 95, 102
Valeriana, 87
 Valérianacées, 87, 104
Valeriana, 87
 Valériane (*la*), voir *Valeriana*
Vallisneria, 143, 279
 Vallisnérie (*la*), voir *Vallisneria*
Vanilla, 29, 143
 Vanillier (*le*), voir *Vanilla*
 Vectrices, 178
 Vêrâtre (*le*), voir *Veratrum*
Veratrum, 40
Verbascum, 42, 53
Verbena, 275, 276
 Verge d'or (*la*), voir *Solidago*
Veronica, 41, 103
 Véronique (*la*), voir *Veronica*
 Verveine (*la*), voir *Verbena*
 Vesce (*la*), voir *Vicia*
Viburnum, 37
Vicia
 anatomie, 286, 289
 feuille, 59,
 fleur, 95,
 inflorescence, 73, 74,
 tige, 41, 42,
 Vigne (*la*), voir *Vitis*
- Vigne-vierge (*la*), voir *Parthenocissus*
Vinca, 71, 239
Viola, 41, 141, 158, 237
 Pensée, 52, 87, 95, 102
 Violette
 anatomie, 274
 feuille, 52
 fleur, 87, 102, 112
 graine, 158
 histologie, 237
 reproduction, 140, 141
 tige, 41
 Violacées, 95, 113
 Violette (*la*), voir *Viola*
 Violette africaine (*la*), voir *Saintpaulia*
 Viome (*la*), voir *Viburnum*
Viscum, 30, 167, 256
 Vitacées, 43
Vitis, 119, 120
 fleur, 84
 fruit, 166,
 histologie, 219, 220
 inflorescence, 77
 racine, 27
 tige, 41, 42,
- X**
- Xanthium*, 168
- Y**
- Yucca* (*le*) ou *Yucca*, 266, 267
- Z**
- Zannichellia*, 91, 143
Zannichellie (*la*), voir *Zannichellia*
Zantedeschia, 72
Zea
 anatomie, 265, 265, 266, 277
 fruit, 162
 histologie, 194, 230, 232
 racine, 28
 reproduction, 142
Zostera, 91, 143
Zostère (*la*), voir *Zostera*

liste des familles et des genres cités

Dans cette liste, les *familles* sont présentées par ordre alphabétique à l'intérieur des **principales divisions des permatophytes**. Pour chaque famille, les noms scientifiques des *genres* cités dans le texte sont énumérés dans le même ordre. Ils y sont accompagnés de l'indication en français des noms de genre et parfois d'espèce. Cette présentation permet notamment de rendre plus concrètes les structures de certaines familles mentionnées dans ce volume.

GYMNOSPERMES

raucariacées

Araucaria: Araucaria

upressacées

Juniperus: Genévrier

Thuja: Thuya

ycadacées

Cycas: Cycas

phédracées

Ephedra: Éphédra

inkgoacées

Ginkgo: Ginkgo

inétacées

Gnetum: Gnetum

inacées

Abies: Sapin

Picea: Épicéa Épicéa marial, Épinette noire

Pinus: Pin, Pin noir

axacées

Taxus: If, Buis de sapin

axodiacées

Sequoia: Séquoia

Sequoiadendron: Séquoia

ANGIOSPERMES

Magnoliopsides ou Dicotylédones

Acanthacées

Pachystachys: Plante sucre d'orge

Acéracées

Acer: Érable, Érable à Giguère

Aizoacées

Lithops: Plante caillou

Amaranthacées

Anacardiacees

Anacardium: Anacardier

Annonacées

Apiacées (Ombellifères)

Apium: Céleri, Céleri-rave

Carum: Carvi

Conium: Ciguë

Daucus: Carotte

Eryngium: Panicaud

Heracleum: Berce, Grande-berce

Hydrocotyle: Hydrocotyle, Écuelle d'eau

Pastinaca: Panais

Apocynacées

Nerium: Laurier-rose

Pachypodium: Pachypode

Vinca: Pervenche

Magnoliopsides ou Dicotylédones (suite)

Araliacées

- Aralia*: Aralie
- Hedera*: Lierre

Aristolochiacées

- Aristolochia*: Aristoloche

Asclépiadacées

- Asclépias*: Asclépiade
- Hoya*: Plante à fleurs de porcelaine
- Stapelia*: Stapélia, Stapélie

Astéracées (Composées)

- Achillea*: Achillée
- Arctium*: Bardane, Toque
- Aster*: Aster
- Bidens*: Bident
- Carduus*: Chardon
- Centaurea*: Centaurée, Bleuet, Centaurée noire
- Chrysanthemum*: Chrysanthème, Marguerite
- Cirsium*: Chardon
- Crepis*: Crépis
- Cyanara*: Artichaut
- Dahlia*: Dahlia
- Eupatorium*: Eupatoire
- Helianthus*: Tournesol
- Hieracium*: Épervière
- Lactuca*: Laitue
- Leontopodium*: Edelweiss
- Senecio*: Sèneçon
- Silphium*: Silphium
- Solidago*: Solidage, Verge d'or
- Sonchus*: Laiteron
- Taraxacum*: Pissenlit
- Tragopogon*: Salsifis
- Tussilago*: Tussilage
- Xanthium*: Lampourde

Balsaminacées

- Impatiens*: Balsamine

Bégoniacées

- Begonia*: Bégonia

Berbéridacées

- Berberis*: Épine-vinette

Bétulacées

- Alnus*: Aulne
- Betula*: Bouleau
- Corylus*: Noisetier

Bignoniacées

Boraginacées

- Lithospermum*: Grémil
- Lycopsis*: Lycopside, Lycopside des champs
- Myosotis*: Myosotis
- Symphytum*: Consoude

Brassicacées (Crucifères)

- Brassica*: Moutarde, Chou, Chou de Bruxelles, Colza, Navel

Brassicacées (Crucifères) (suite)

- Capsella*: Capselle
- Cardamine*: Cardamine
- Dentaria*: Dentaïre
- Lunaria*: Lunaire
- Matthiola*: Giroflée
- Raphanus*: Radis
- Thlaspi*: Thlaspi

Cactacées

- Cereus*: Céréus
- Opuntia*: Opuntia
- Pereskia*: Pereskia
- Rhipsalis*: Rhipsalis

Campanulacées

- Campanula*: Campanule

Cannabacées

- Cannabis*: Chanvre
- Humulus*: Houblon

Caprifoliacées

- Linnaea*: Linnée
- Lonicera*: Chèvrefeuille
- Sambucus*: Sureau
- Symphoricarpos*: Symphorine
- Viburnum*: Viorne

Caryophyllacées

- Dianthus*: Oeillet
- Silene*: Silène
- Spergula*: Spargoute
- Stellaria*: Stellaire, Mouron des oiseaux

Cératophyllacées

- Ceratophyllum*: Cératophylle, Cornifle

Césalpiniacées

- Cassia*: Séné
- Copaifera*: Copaïer ou Copayer
- Gymnocladus*: Chicot du Canada

Chénopodiacées

- Beta*: Betterave
- Chenopodium*: Chénopode
- Salicornia*: Salicorne
- Salsola*: Soude, Chardon de Russie, Soude roulante

Convolvulacées

- Convolvulus*: Liseron, Liseron des champs, Liseron des haies

Cornacées

- Aucuba*: Aucuba
- Cornus*: Cornouiller

Crassulacées

- Kalanchoe*: Bryophyllum, Kalanchoé tomenteux
- Sedum*: Orpin
- Sempervivum*: Joubarbe

Cucurbitacées

- Cucumis*: Melon, Concombre

Magnoliopsides ou Dicotylédones (suite)

Cucurbitacées (suite)

Cucurbita: Citrouille, Courge

Ecballium: Momordique

Cuscutacées

Cuscuta: Cuscute

Droséracées

Dionaea: Dionée

Drosera: Rossolis

Éricacées

Azalea: Azalée

Calluna: Callune

Erica: Bruyère

Gaultheria: Gaulthérie

Rhododendron: Rhododendron

Vaccinium: Airelle, Canneberge, Myrtille, Bleuet

Ériocaulacées

Erythroxylacées

Erythroxylon: Coca

Euphorbiacées

Euphorbia: Euphorbe, Couronne d'épines, Poinsettia

Hevea: Hévéa

Macaranga: Macaranga

Ricinus: Ricin

Fabacées (Légumineuses, Papilionacées)

Acacia: Acacia

Arachis: Arachide

Astragalus: Astragale

Caragana: Pois de Sibérie

Coronilla: Coronille

Desmodium: Desmodie

Genista: Genêt

Hedysarum: Sainfoin

Lathyrus: Gesse, Gesse sans feuilles

Lupinus: Lupin

Mimosa: Sensitive

Phaseolus: Haricot

Pisum: Pois

Robinia: Robinier, Robinier faux-acacia

Trifolium: Trèfle, Trèfle blanc, Trèfle rampant

Ulex: Ajonc

Vicia: Vesce, Jargeau

Fagacées

Castanea: Châtaigner

Fagus: Hêtre

Quercus: Chêne, Chêne-liège

Gentianacées

Gentiana: Gentiane

Géraniacées,

Geranium: Géranium

Pelargonium: Pélargonium

Gesnériacées

Episcia: Épiscia

Saintpaulia: Saintpaulia, Violette africaine

Grossulariacées

Ribes: Groseiller

Haloragacées

Myriophyllum: Myriophylle

Hippocastanacées

Aesculus: Marronnier

Hypéricacées ou Clusiacées (Guttifères)

Hypericum: Millepertuis

Ilicacées

Ilex: Houx

Juglandacées

Juglans: Noyer

Lamiacées (Labiées)

Brunella ou *Prunella*: Brunelle ou Prunelle

Coleus: Coléus

Glechoma: Glécome, Gléchome, Lierre terrestre

Lamium: Lamier

Lavandula: Lavande

Mentha: Menthe, Menthe du Canada

Monarda: Monarde

Origanum: Origan

Prunella ou *Brunella*: Prunelle ou Brunelle

Rosmarinus: Romarin

Salvia: Saugue

Teucrium: Germandrée

Thymus: Thym

Lauracées

Laurus: Laurier

Persea: Avocatier

Lentibulariacées

Pinguicula: Grassette

Utricularia: Utriculaire

Linacées

Linum: Lin

Loganiacées

Strychnos: Strychnée, Vomiquier

Loranthacées

Arceuthobium: Petit gui

Viscum: Gui

Lythracées

Lythrum: Salicaire

Magnoliacées

Liriodendron: Tulipier

Magnolia: Magnolia

Malvacées

Adansonia: Baobab

Gossypium: Cotonnier

Hibiscus: Hibiscus, Rose de Chine

Malva: Mauve

Magnoliopsides ou Dicotylédones (suite)

Ménispermacées

Monotropacées

Moracées

Ficus: Figuier

Morus: Mûrier

Myricacées

Comptonia: Comptonie

Myrica: Piment royal, Myrique

Myristicacées

Myristica: Muscadier

Myrtacées

Eucalyptus: Eucalyptus

Eugenia: Giroflier

Nepenthacées

Nepenthes: Népenthès, Népenthe

Nyctaginacées

Bougainvillea: Bougainvillée

Nymphéacées

Brasenia: Brasénie

Nuphar: Nénuphar

Nymphaea: Nénuphar

Oléacées

Fraxinus: Frêne

Jasminum: Jasmin

Ligustrum: Troène

Olea: Olivier

Syringa: Lilas

Onagracées

Epilobium: Épilobe

Fuchsia: Fuchsia

Oenothera: Onagre

Orobanchacées

Papavéracées

Chelidonium: Chélidoine

Papaver: Pavot

Passifloracées

Passiflora: Passiflore, Fleur de la passion

Pipéracées

Piper: Poivrier

Plantaginacées,

Plantago: Plantain

Platanacées

Platanus: Platane

Plombaginacées

Limonium: Statice

Podostémacées

Polémoniacées

Cobaea: Cobée

Polygonacées

Fagopyrum: Sarrasin

Polygonum: Renouée

Polygonacées (suite)

Rheum: Rhubarbe

Rumex: Oseille, Petite oseille

Portulacacées

Claytonia: Claytonie, Claytonie perfoliée

Primulacées

Anagallis: Mouron rouge

Primula: Primevère

Punicacées

Punica: Grenadier

Renonculacées

Aconitum: Aconit

Anemone: Anémone

Aquilegia: Ancolie

Caltha: Populage

Clematis: Clématite

Eranthis: Éranthis

Helleborus: Hellébore

Nigella: Nigelle

Paeonia: Pivoine

Ranunculus: Renoncule, Ficaire

Thalictrum: Pigamon

Résédacées

Rhizophoracées

Rhizophora: Palétuvier

Rosacées

Cotoneaster: Cotonéaster

Crataegus: Aubépine

Fragaria: Fraisier

Geum: Benoîte

Malus: Pommier

Potentilla: Potentille, Potentille ansérine

Prunus: Prunier, Cerisier, Cerisier de Virginie

Pyrus: Poirier

Rosa: Rosier

Rubus: Ronce, Framboisier

Sorbus: Sorbier, Cormier

Rubiacées

Cinchona: Quinquina

Coffea: Caféier

Galium: Gaillet

Mitchella: Pain de perdrix

Rutacées

Citrus: Citronnier, Oranger, Pamplemoussier

Salicacées

Populus: Peuplier

Salix: Saule

Sarracénacées

Sarracenia: Sarracénie

Saxifragacées

Parnassia: Parnassie

lagnoliopsides ou Dicotylédones (suite)

crophulariacées

Antirrhinum: Muflier
Digitalis: Digitale
Euphrasia: Euphrase
Linaria: Linaire
Melampyrum: Mélampyre
Mimulus: Mimule
Odontites: Odontite
Rhinanthus: Rhinanthé
Verbascum: Molène
Veronica: Véronique

solanacées

Atropa: Belladone
Nicotiana: Tabac
Physalis: Coqueret, Lanterne chinoise, Alkékengé
Solanum: Morelle, Tomate, Pomme de terre, Douce-amère

sterculiacées

Theobroma: Cacaoyer

érébinthacées

théacées

Thea: Théier
Camellia: Camélia

tiliacées

Tilia: Tilleul

trypéolacées

Tropaeolum: Capucine

ulmées

Ulmus: Orme

urticacées

Urtica: Ortie

valérianacées

Valeriana: Valériane

verbénacées

Avicennia: Avicennia
Tectona: Teck
Verbena: Verveine

violacées

Viola: Violette, Pensée

vitacées

Ampelopsis: Ampélopsis
Parthenocissus: Vigne-vierge
Vitis: Vigne

Liliopsides ou Monocotylédones

agavacées

Agave: Agave

alismatacées

Sagittaria: Sagittaire

aloeacées

Aloe: Aloès

amaryllidacées

Narcissus: Narcisse

Crinum: Crinum

aracées

Acorus: Acore

Arisaema: Ariséma, Petit-prêcheur

Arum: Arum, Pied-de-veau

Dieffenbachia: Dieffenbachia

Monstera: Monstera

Philodendron: Philodendron

Zantedeschia: Arum d'Éthiopie

arécacées (Palmiers)

Cocos: Cocotier

Elaeis: Éléis

Iriartea: Iriartée

Phoenix: Phoenix ou Phénix, Dattier

broméliacées

Ananas: Ananas

cannacées

Canna: Canna

commélinacées

Tradescantia: Tradescantia

cypéracées

Carex: Carex, Laïche

dioscoréacées

hydrocharitacées

Elodea: Élodée

Vallisneria: Vallisnérie

iridacées

Crocus: Crocus

Gladiolus: Glaïeul

Iris: Iris

Neomarica: Iris marcheur

lemnacées

Lemna: Lentille d'eau

liliacées

Allium: Ail, Oignon

Asparagus: Asperge

Chlorophytum: Phalangère, Plante araignée

Colchicum: Colchique

Convallaria: Muguet

Dracaena: Dracéna, Dragonnier

Liliopsides ou Monocotylédones (suite)

Liliacées (suite)

Fritillaria: Fritillaire

Lilium: Lis ou Lys

Ruscus: Fragon, Petit houx

Tulipa: Tulipe

Uvularia: Uvulaire

Veratrum: Vérâtre, Tabac du diable

Yucca: Yucca

Marantacées

Musacées

Musa: Bananier

Strelitzia: Oiseau de paradis

Orchidacées

Cypripedium: Cypripède, Sabot de la Vierge

Ophrys: Ophrys

Orchis: Orchis

Taenyophyllum: Tényophylle

Vanilla: Vanillier

Pandanacées

Pandanus: Pandanus

Poacées (Graminées)

Agropyron: Chiendent

Avena: Avoine

Poacées (Graminées) (suite)

Bambusa: Bambou

Festuca: Fétuque

Hordeum: Orge

Lolium: Ivraie

Poa: Pâturin

Saccharum: Canne à sucre

Secale: Seigle

Triticum: Blé

Zea: Maïs

Potamogetonacées

Posidonia: Posidonie

Potamogeton: Potamot

Smilacacées

Smilax: Salsepareille

Typhacées

Typha: Massette, Quenouille

Zannichelliacées

Zannichellia: Zannichellie

Zosteracées

Zostera: Zostère, Mousse de mer

références bibliographiques

olumes

- GRIOS, G. (1978) *Plant Pathology*. Academic Press, New York.
- ASTIN, B., J. R. DE SLOOVER, C. EVRARD et P. MOENS (1988) *Flore de la Belgique*. CIACO, Louvain-la-Neuve.
- EDWELL, R. G. S. (1979) *Plant Physiology*. Macmillan, New York.
- INET, J. et J.-P. BRUNEL (1967) *Physiologie végétale tome I*. Collection "Biologie" publiée sous la direction de M. A. Oubé. Doin, Paris.
- INET, J. et J.-P. BRUNEL (1968) *Physiologie végétale tome III*. Collection "Biologie" publiée sous la direction de M. A. Oubé. Doin, Paris.
- ROCKMAN, F. (1968) *Trees of North America*. Golden Press, New York.
- JAMEFORT, H et H. BOUÉ (1980) *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs*. Doin, Paris.
- JAMEFORT, H. (1977) *Morphologie des Végétaux vasculaires. Cytologie, Anatomie, Adaptations*. Doin, Paris.
- CHADEFAUD, M. et L. EMBERGER (1960) *Traité de Botanique systématique, tome II. Les végétaux vasculaires*. Masson, Paris.
- CORE, E. L. (1955) *Plant taxonomy*. Prentice-Hall, Engelwood Cliffs, N.J..
- CRÉTÉ, P. et J.-L. GUIGNARD (1968) *Précis de Botanique. Tome I*. Collection de précis de pharmacie sous la direction de M.-M. Janot. Masson, Paris.
- CRÉTÉ, P. (1965) *Précis de Botanique. Tome II. Collection de précis de pharmacie* sous la direction de M.-M. Janot. Masson, Paris.
- DEBELMAS, A. M. ET P. DELAVEAU (1977) *Guide des plantes dangereuses*. Maloine, Paris.

- DE LANGHE, J. E., L. DELVOSALLE, J. DUVIGNEAUD, J. LAMBI-
NON et C. VANDEN BERGHEN (1973) *Nouvelle flore de la
Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la
France et des régions voisines*. Édition du patrimoine du Jardin
botanique national de Belgique.
- DELAVEAU, P. (1974) *Plantes agressives et poisons végétaux*.
Collection "La plante et l'homme". Horizons de France, Paris.
- des ABBAYES, H., M. CHADEFAUD, Y. de FERRÉ, J. FELDMANN,
H. GAUSSEN, P.P. GRASSÉ, M. C. LEREDDE, P. OZENDA et
A. R. PRÉVOT (1963) *Botanique. Précis des Sciences Biolo-
giques*, sous la direction de P.P. Grassé. Masson, Paris.
- DEYSSON, G. (1978) *Cours de Botanique générale. tome II. Organi-
sation et classification des plantes vasculaires. Première partie*.
Organisation générale. SEDES, Paris.
- DEYSSON, G. (1979) *Cours de Botanique générale. Tome II. Organi-
sation et classification des plantes vasculaires. Deuxième partie*,
Systématique. SEDES, Paris.
- DEYSSON, G. et A. ROLLEN (1969) *Guide de travaux pratiques de
botanique*. SEDES, Paris.
- EAMES, A. J. & L. H. MAC DANIELS (1947) *An Introduction to Plant
Anatomy*. McGraw Hill, New York.
- ESAU, K. (1960) *Anatomy of Seed Plants*. John Wiley & sons, New
York.
- ESAU, K. (1967) *Plant anatomy*. John Wiley & sons, New York.
- FOURNIER, P. (1946) *Les quatre flores de la France*. Lechevalier,
Paris.
- GAYRAL, P. et J. VINDT (1961) *Anatomie des végétaux vasculaires*.
Doin, Paris.
- GAUSSEN, H., J.-F. LEROY et P. OZENDA (1982) *Précis de Botani-
que*. Tome 2. Végétaux supérieurs. Masson, Paris.
- GORENFLOT, R. (1986) *Biologie végétale. Plantes supérieures*.
Tome 1: Appareil végétatif. Masson, Paris.
- GORENFLOT, R. (1989) *Biologie végétale. Plantes supérieures*.
Tome 2: Appareil reproducteur. Masson, Paris.
- GUIGNARD, J.-L. (1974) *Abrégé de botanique*. Masson, Paris.
- GUINOCHET, M. (1965) *Notions fondamentales de Botanique Géné-
rale*. Masson, Paris.
- HELLER, R. (1984) *Physiologie végétale, 1 Nutrition*. Collection,
Abrégés de Sciences. Masson, Paris.

- IELLER, R. (1985) *Physiologie végétale, 2 Développement. Collection, Abrégés de Sciences*. Masson, Paris.
- IOSIE, R. C. (1978) Arbres indigènes du Canada. Service canadien des forêts, Ministère de l'environnement, Ottawa
- ONES, S. B. and A. E. LUCHSINGER (1979) *Plant systematics*. McGraw-Hill, New York.
- CRAINS, H. et P. ROSHARDT (1958) *Succulentes (Plantes grasses)*. Artis, Bruxelles.
- ROMDIJK, S. (1974) *200 Plantes d'appartement en couleurs*. La maison rustique, Paris.
- UPPER, W. et P. ROSHARDT (1954) *Cactus*. Artis, Bruxelles.
- AURIAULT, J. (1987) Guide d'identification de arbres du Canada. Musées nationaux du Canada. Broquet, La Prairie, Canada.
- AWALRÉE, A. (1953) *Flore générale de Belgique*. sous la direction de W., Robyns. Jardin botanique de l'État, Ministère de l'Agriculture.
- LITTLE, L. L. (1980) *The Audubon Society Field Guide to North American Trees. Eastern Region*. A Chanticleer Press Edition, A. A. Knopf, New York.
- LITTLE, L. L. (1980) *The Audubon Society Field Guide to North American Trees. Western Region*. A Chanticleer Press Edition, A. A. Knopf, New York.
- MARIE-VICTORIN (Frère) (1971) *Flore Laurentienne*. Les Presses de l'Université de Montréal.
- METCALFE, C. R. and L. CHALK (1965) *Anatomy of the Dicotyledons*. Volume I et II. Clarendon Press, Oxford.
- MOELLER, H. (1980) *Kanarische Pflanzenwelt*. Herausgeber Fred Kolbe, Puerto de la Cruz, Tenerife.
- NOUGARÈDE, A. (1969) *Biologie végétale. Tome I du Précis de Sciences biologiques* sous la direction de P.P. Grassé. Masson, Paris.
- MULTSCH, W. (1965) *Botanique générale*. Masson, Paris.
- OUVRAGE COLLECTIF (1980) *La multiplication végétative des plantes supérieures*. Gauthier-Villars, Paris.
- PESSON, P. et J. LOUVEAUX (1984) *Pollinisation et productions végétales*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- PETRIDES, A. (1958) *A Field Guide to Trees and Shrubs*. Houghton Mifflin, Boston.

- PIZZETTI, M. (1978) *Les plantes d'intérieur*. Solar, Paris.
- PONS, A. (1970) *Le pollen*. Collection "Que sais-je" n°783. Presses Universitaires de France, Paris.
- ROCHETTE, P. (1964) *Le bois, sa structure, ses propriétés, ses utilisations*. Monographies Dunod. Dunod, Paris.
- ROLAND, J.-C. et F. (1977) *Atlas de Biologie végétale. Organisation des plantes à fleurs*. Masson, Paris.
- RUSHFORTH, S. R. (1976) *The Plant Kingdom. Evolution and Form*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- RUSHFORTH, K. (1981) *The pocket Guide to Trees*. Simon and Schuster, New York.
- SCOGGAN, H. J. (1978) *The flora of Canada*. Musée national des Sciences naturelles. Publication n° 7 (1 à 4). Musées nationaux du Canada.
- SINNOT, W. E. (1960) *Plant Morphogenesis*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- STRASBURGER, E. (1970) *Textbook of Botany*. Longman, London.
- UNDERWOOD CROCKETT, J. (1977) *Encyclopédie Time-Life du jardinage*. Time-Life International, Nederland.
- UNDERWOOD CROCKETT, J. (1978) *Cockett's Indoor Garden*. Little, Brown, Boston.
- WEIER, T. E., C. R. STOCKING, M. G. BARBOUR & T. L. ROST (1982) *Botany*. John Wiley & sons, New York.

Articles

- AUGER, R. (1984) La culture "in vitro". *Science et vie* 184: 48-55.
- BROCHU, M. (1983) Les champignons mycorhiziens, alliés souterrains des plantes. *Dimension Science* 1: 19-22.
- DUHOUX, E. (1983) La pollinisation des Conifères: le temps des nouveautés. *La Recherche* 14 (147): 1140-1142.
- DUMAS, C., A. E. CLARKE et B. R. KNOX, (1984) La fécondation des fleurs. *La Recherche* 15 (161): 1518-1526.
- GADEN, E. (1981) Les méthodes de production en microbiologie industrielle. *Pour la Science*, Novembre: 106-118.
- LANGLEY-DANYSZ, P. (1987) La biotechnologie des additifs alimentaires. *La Recherche* 18 (188): 634-642.

- PÉLIARD, V. ET A. BARIAUD-FONTANEL (1987) La culture des cellules végétales. *La Recherche* **18** (188): 602-610.
- PLENCHETTE, C. (1982) Les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules (VA): un potentiel à exploiter en agriculture. *Phyto-protection*. **63** (2): 86 - 108.
- RAGAI, K. I. (1983) Production de substances chimiques spéciales par la culture "in vitro": Conséquences et déviations métaboliques. *Rev. Can. Biol. Exptl.* **42** (1):13-18.
- RIVES, M. (1984) L'amélioration des plantes. *La Recherche* **15** (155): 752-766.
- TISDALL, P. (1985) Au seuil d'une ère nouvelle. *Dimension Science*. **3**: 25-31.
- VAN CAMPO, M. (1980) Le climat vu à travers les pollens. *La Recherche* **11** (111): 596-598.

Dictionnaires

- AUGÉ PAUL (1928-33) *Larousse du XXe siècle* en six volumes. Librairie Larousse, Paris.
- Dictionnaire du Français Plus* (1988) Centre culturel et éducatif, Montréal, Québec.
- Dictionnaire Encyclopédique Quillet* (1977-79) Dix volumes. Librairie Aristide Quillet, Paris.
- Grand Dictionnaire Encyclopédique Larousse en 10 volumes* (1982-85) Librairie Larousse, Paris.
- Petit Larousse illustré* (1989) Larousse, Paris.
- ROBERT, P. (1989) *Le Petit Robert 1*. Le Robert, Paris.